

**Über die Variabilität von Keimung,
Infektion, Inkubations- und Latenzzeit beim
echten Mehltau der Gerste**

(Erysiphe graminis DC. f. sp. hordei Marchal)

**Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
des Fachbereiches Biologie
der Justus Liebig-Universität Gießen**

**vorgelegt von
Hans-Jürgen Aust
aus Bunzlau**

Gießen 1973

Über die Variabilität von Keimung, Infektion, Inkubations- und Latenzzeit beim echten Mehltau der Gerste

(Erysiphe graminis DC. f. sp. hordei Marchal)

**Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
des Fachbereiches Biologie
der Justus Liebig-Universität Gießen**

**vorgelegt von
Hans-Jürgen Aust
aus Bunzlau**

Gießen 1973



D 26

Dekan: Prof. Dr. W. Lueken

1. Berichterstatter: Prof. Dr. L. Steubing

2. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Kranz

Tag der mündlichen Prüfung: 13. 7. 1973

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. EINLEITUNG	5
2. LITERATURÜBERSICHT	7
2.1. Keimung und Infektion des echten Mehлтаus in Abhängigkeit abiotischer Faktoren	7
2.2. Inkubations- und Latenzzeit des echten Mehlt- taus in Abhängigkeit abiotischer Faktoren	9
3. MATERIAL UND METHODEN	10
3.1. Anlage der Versuche	10
3.2. Wirt und Erreger	11
3.3. Anzuchtmethoden und Anzuchtbedingungen	12
3.4. Impfmethoden	13
3.4.1. Methode nach NAIR und ELLINGBOE	13
3.4.2. Bau eines Impfturmes	13
3.5. Berechnung der Blattfläche	16
3.6. Überprüfung der Konidienkeimung	17
3.7. Bestimmung der Inkubations- und Latenzzeit	18
3.8. Bau der Sporenfalle	19
4. ERGEBNISSE	23
4.1. Keimungs- und Infektionsstadien	23
4.1.1. Keimung der Konidien und Bildung der Appressorien	31
4.1.1.1. Einfluß der Temperatur	31
4.1.1.2. Einfluß der Temperatur und einer höheren Beleuchtungsstärke	35
4.1.1.3. Einfluß wechselnder Tages- und Nacht- temperaturen	40
4.1.1.4. Einfluß verschiedener Photoperioden	42
4.1.1.5. Einfluß unterschiedliche hoher Beleuchtungsstärken	44
4.1.1.6. Einfluß präinokulativer Anzucht- bedingungen	46
4.1.1.7. Einfluß der Konidiendichte	50

	Seite
4.1.2. Entwicklung der Haustorien	53
4.1.3. Bildung sekundärer Hyphen und Haften der Infektion	55
4.1.4. Ursachen und Zusammenhänge bei Keimung und Infektion	61
4.2. Erste Läsionen und Inkubationszeit	66
4.2.1. Erscheinen der ersten Läsionen	67
4.2.2. Inkubationszeit	69
4.3. Latenzzeit und Sporulation	75
4.3.1. Konidienträgerbildung	75
4.3.2. Latenzzeit	78
4.3.3. Sporulation	80
4.3.3.1. Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Sporulation	83
4.3.3.2. Einfluß der Vitalität der Konidien und der Konidiendichte auf die Sporulation	85
5. DISKUSSION	93
6. ZUSAMMENFASSUNG	99
7. LITERATUR	102

1. EINLEITUNG

Seit Beginn der fünfziger Jahre tritt der echte Mehltau der Gerste in allen nord- und mitteleuropäischen Ländern wieder häufiger epidemisch auf (KASPERS und KOLBE 1971). Der echte Mehltau der Gerste wird durch Erysiphe graminis DC. f. sp. hordei Marchal verursacht und zählt zu den obligaten Parasiten.

Trotz einer großen Zahl von Veröffentlichungen sind die Beziehungen zwischen Wirt, Erreger und Umwelt noch nicht voll erforscht. Da im Feld die Zusammenhänge zwischen den Umweltfaktoren und dem Krankheits- bzw. Befallsverlauf zu komplex sind, kann zunächst nur im Laborversuch der Einfluß einzelner Klimafaktoren auf die ontogenetische Entwicklung von Wirt und Erreger exakt untersucht werden. Erst nach Bestimmung der Infektions-, Inkubations- und Latenzzeit in Abhängigkeit von den Klimafaktoren wird es möglich sein, die vielfachen Verflechtungen zwischen Wirt, Erreger und Umwelt zu entwirren. Im Labor, insbesondere im Klimaschrank können einzelne Klimafaktoren variiert und die übrigen Faktoren konstant gehalten werden. Dabei darf nicht übersehen werden, daß trotz ständiger Weiterentwicklung der Klimaschränke noch nicht genau dieselben Klimabedingungen simuliert werden können, denen Wirt und Erreger in der natürlichen Umwelt ausgesetzt sind. SCHRÖDTER (1952) und DIMOCK (1967) warnen deshalb vor einer Überbewertung von Ergebnissen aus Laborversuchen.

In dieser Arbeit, die dem Bereich der ökologischen oder experimentellen Epidemiologie zuzuordnen ist, sollten die Phasen der Krankheitsentwicklung (Keimung, Infektion, Inkubation, Latenzzeit und Sporulation) beim echten Mehltau der Gerste unter genau definierten Bedingungen in Klimaschränken untersucht werden. Als Wirtspflanze diente die Sommergerste "Firlbecks Union", die gegen die Rassengruppen A und D des Erregers resistent und anfällig für die Rassengruppen B und C ist.

Die Ergebnisse dieser Arbeit sind ein Beitrag für ein größeres Projekt, in dem Modelle für Pflanzenkrankheiten entwickelt werden (KRANZ und MOGK 1973). Mit Hilfe dieser Modelle wird es vielleicht eines Tages möglich sein, den Zeitpunkt des Ausbruchs einer Mehltau-epidemie relativ genau vorherzusagen, so daß überflüssige Fungizidspritzungen vermieden werden und damit letztlich die Umwelt vor einer unnötigen Ausschüttung von Pestiziden verschont bleibt.

2. LITERATURÜBERSICHT

YARWOOD (1957) schätzt in seiner Veröffentlichung 'Powdery mildews' die Gesamtzahl der zwischen 1900 und 1956 erschienenen Arbeiten über den echten Mehltau auf insgesamt 3000. In der Zwischenzeit hat sich die Zahl der Publikationen weiter vermehrt. Deswegen sollen an dieser Stelle nur die Arbeiten angeführt werden, die einen unmittelbaren Zusammenhang zu dem hier gestellten Problemkreis aufweisen, und zwar Veröffentlichungen, die die Wirkung abiotischer Faktoren untersuchen auf die Keimung und Infektion des echten Mehltaus (2.1) und zum anderen die Inkubations- und Latenzzeit (2.2).

2.1. Wirkung abiotischer Faktoren auf die Keimung und Infektion des echten Mehltaus

In ihrem Keimverhalten unterscheiden sich die echten Mehltauarten von anderen Krankheitserregern, da sie nicht wie z. B. die Peronosporales tropfbar flüssiges Wasser zur Keimung benötigen.

Diese Tatsache führen YARWOOD (1952), SOMMERS und HORSFALL (1966) auf den hohen Wassergehalt der Mehltaukonidien zurück. Allerdings herrschte bisher Uneinigkeit darüber, bei welcher Luftfeuchte die Konidien auskeimen. YARWOOD (1936), CHEREWICK (1944) und BRODIE (1945) erhielten bei 0 % relativer Luftfeuchte mit Erysiphe graminis relativ hohe Keimungsraten, während CLAYTON (1942) und GRAINGER (1947) unter 85 % relativer Luftfeuchte keine gekeimten Konidien mehr beobachteten. MANNERS und HOSSAIN (1963) wiederholten die Keimungsversuche mit Erysiphe graminis und konnten die Ergebnisse von YARWOOD, CHEREWICK und BRODIE bestätigen. MANNERS und HOSSAIN führen die zum Teil sich widersprechenden Ergebnisse auf eine nicht einheitliche Beurteilung der Keimung zurück. Außerdem nehmen sie an, daß mit Konidien unterschiedlicher Vitalität gearbeitet wurde.

ZARACOVITIS (1964) schlägt aufgrund seiner Studien vor, die Mehltauarten in drei Gruppen einzuteilen. Als Kriterium für die Trennung führt er ihr empfindliches Keimverhalten bei unterschiedlicher Luftfeuchte an. Er unterscheidet:

1. Arten, die zu einem hohen Prozentsatz bei niedriger Luftfeuchte sogar noch bei 0 % relativer Luftfeuchte keimen (Erysiphe betae, Erysiphe martii, Ovidium begoniae).
2. Arten, die zu einem gewissen Maße bei 0 % relativer Luftfeuchte keimen, normalerweise aber eine relative Luftfeuchte von über 90 % benötigen, um Keimschläuche bilden zu können (Erysiphe graminis, Erysiphe cichoracearum).
3. Arten, die zu einem geringen Prozentsatz bei 97 % relativer Luftfeuchte keimen, jedoch bei Luftfeuchten darunter keine Appressorien entwickeln (Podosphaera leucotricha, Sphaerotheca humuli var. fuligena, Sphaerotheca macularis).

Die Veröffentlichungen über den Einfluß der Temperatur auf die Keimung des echten Mehltaus liefern demgegenüber einheitlichere Aussagen. CORNELI (1934) gibt für die Keimung des Gerstenmehltaus folgende Temperaturen an: Minimum 5 °C, Optimum 19 °C, Maximum 29 °C. HAMMARLUND (1925) nennt als Optimum für die Krankheitsentwicklung des Weizenmehltaus die Temperaturspanne von 15 - 20 °C. LONGREE (1939) erhielt für den Rosenmehltau folgende Werte: Minimum 2 °C, Optimum 21 °C und Maximum 33 °C. GRAF-MARIN (1933) liegt mit seinen Angaben für das Temperaturoptimum des Gerstenmehltaus um einige Grad Celsius unter dem Durchschnittswert der übrigen Mehltauarten. Das allgemeine Durchschnittsoptimum für die echten Mehltaupilze liegt, wie YARWOOD, SIDKY, COHEN und SANTILLI (1954) feststellten mit 21 °C um 4 °C niedriger als das der übrigen Pflanzenerreger.

Die Wirkung von Luftfeuchte, Temperatur und Licht auf die Keimung und den Infektionsverlauf von Erysiphe graminis wurde in den Jahren 1960 - 1970 von ELLINGBOE und Mitarbeitern (NAIR und ELLINGBOE 1965, MASRI und ELLINGBOE 1966, MONT 1968, ELLINGBOE 1968) eingehend untersucht. Sie beobachteten die Entwicklung des Weizenmehltaus von der Keimung über die Appressorienbildung bis zur Entstehung der sekundären Hyphen.

Über den Gerstenmehltau legte HIRATA (1967) eine ähnlich umfassende Studie vor; in dieser beschreibt er die Entwicklung des Gerstenmehltaus von der Keimung bis zur Reifung der Konidienträger.

Mit dem Stadium der Sekundären-Hyphen-Bildung sind Keimung und Infektion abgeschlossen. Aus den sekundären Hyphen entstehen nach 2 - 3 Tagen die Mehltaukolonien, die dann auf der Blattunterseite die Läsionen verursachen. Mit dem Sichtbarwerden der ersten Läsionen gilt die Inkubationszeit normalerweise als abgeschlossen.

2.2. Wirkung von abiotischen Faktoren auf die Inkubations- und Latenzzeit des echten Mehltaus

Über den Einfluß abiotischer Faktoren auf Inkubations- und Latenzzeiten der echten Mehltauarten sind bisher relativ wenig Veröffentlichungen erschienen. In den meisten Arbeiten wurde nur der Einfluß der Temperatur untersucht (HONECKER 1931, 1932; PRATT 1943; LAST 1963; BENADA 1964; PAULECH 1967). PRATT (1944) überprüfte außerdem die Wirkung der Photoperiode auf die Entwicklung des Weizenmehltaus.

Den Einfluß der Mineralsalzernährung auf Inkubations- und Latenzzeiten des Weizenbraunrostes testeten GASSNER und HASSEBRAUK (1931). Da ähnliche Untersuchungen für den echten Mehltau fehlen, wurde an dieser Stelle die Veröffentlichung mit aufgenommen, da der Weizenbraunrost ebenfalls ein obligater Parasit ist.

Über den Einfluß von Konidiendichte, Vitalität der Konidien, Disposition des Wirtes, wechselnde Temperaturen und Lichtintensitäten auf Inkubations- und Latenzzeit des echten Mehltaus liegen bisher noch keine eingehenden Untersuchungen vor.

3. MATERIAL UND METHODEN

3.1. Anlage der Versuche

In fast allen Veröffentlichungen sind Keimung und Infektion einerseits sowie Inkubations-, Latenzzeit und Sporulation andererseits getrennt voneinander untersucht worden. Diese Trennung führte in den wenigsten Fällen zu einheitlichen und vergleichbaren Ergebnissen. Aus diesem Grunde wurde in dieser Arbeit jeder Versuch so angelegt, daß jeweils ein voller asexueller Entwicklungszyklus des Erregers von der Keimung bis zur Sporulation erfaßt werden konnte.

Folgende Phasen wurden im einzelnen untersucht:

1. Keimung der Konidien und Bildung der Appressorien
2. Entwicklung der Haustorien
3. Bildung der sekundären Hyphen und Haften der Infektion
4. Erscheinen der ersten Läsionen
5. Inkubationszeit
6. Latenzzeit
7. Sporulation

Mit diesen Phasen kann man den Ablauf der Krankheit vollständig beschreiben. Einen Überblick über den zeitlichen Verlauf der Krankheit gibt Abbildung 1.

ASEXUELLER ENTWICKLUNGS - ABLAUF VON *Erysiphe graminis* f. sp. hordei
• (22°C, 18 000lx, 70% r. Luftf., 12 Std. TAG/NACHT)

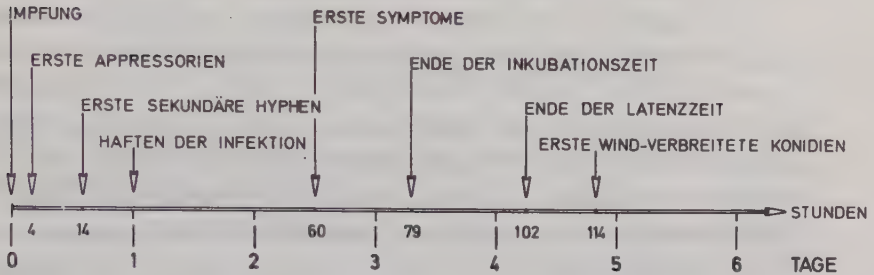


Abb. 1: Asexueller Entwicklungsablauf von *Erysiphe graminis* f. sp. hordei

3.2. Wirt und Erreger

Den echten Mehltau der Gerste, *Erysiphe graminis* DC. f. sp. hordei Marchal, stellte Professor FUCHS (Göttingen) zur Verfügung. Mehrere Rassenprüfungen mit dem Gerstensortiment nach NOVER, BRÜCKNER, WIBERG und WOLFE (1968) ergaben, daß es sich bei diesem Mehltau um ein Gemisch der Rassen C2 und C11 handelt.

Für die Versuche und die Kultivierung des Mehltaus wurden 7 Tage alte Pflanzen der Sommergerste 'Firlbecks Union' verwandt. Zu jedem Versuch mußte eine neue Mehltaugeneration herangezogen werden. Jeweils 105 Pflanzen waren nötig, um den gesamten asexuellen Entwicklungszyklus des Erregers zu erfassen. 50 - 60 Pflanzen wurden allein für die Keimung

der Konidien verbraucht, der übrige Teil der Pflanzen diente zur Bestimmung der Inkubations- und Latenzzeit. Jeder Versuch wurde, wenn nicht anders vermerkt, mindestens einmal wiederholt.

Eine Woche vor Beginn des Versuches wurden die Kulturpflanzen beimpft, so daß nach 6 Tagen junge, frische Konidien für die Beimpfung zur Verfügung standen.

3.3. Anzuchtmethoden und Anzuchtbedingungen

Für die Anzucht von Wirt und Erreger sowie für die Versuche selbst standen 3 CHRIST-Lichtthermostaten und ab 1972 2 WEISS-Klimaschränke (300 E/O JU-P) zur Verfügung. Die Gerstenpflanzen wurden in kleinen Tontöpfen (5 cm Ø) auf Einheitserde angezogen.

Anzuchtbedingungen waren: 20 °C, 10 000 lx, Photoperiode 12 Stunden, 60 - 96 % relative Luftfeuchte. Durch einen Thermohydrographen, der jede Woche mit einem Aspirationspsychrometer (nach ASSMANN) geeicht wurde, wurde die relative Luftfeuchte registriert. Je ein Lichtthermostat diente zur Anzucht des Wirtes und des Mehltaus; in dem dritten wurden die Versuche durchgeführt.

Ab 1972 konnte die Kultivierung des Mehltaus und die Durchführung der Versuche in zwei WEISS-Klimaschränken vorgenommen werden, die mit einem Schreiber für Temperatur, Taupunkttemperatur und Beleuchtungsstärke ausgerüstet sind.

Da in den Lichtthermostaten lediglich die Temperatur und nur in geringem Maße die Beleuchtungsstärke geregelt werden konnten, wurde in den Jahren 1970/71 zunächst nur der Einfluß der Temperatur und der Beleuchtungsstärke auf Keimung, Infektion, Inkubations- und Latenzzeit überprüft. Die Untersuchungen über den Einfluß der Konidiendichte, Vitalität der Konidien und die Sporulation erfolgten 1972.

3.4. Impfmethoden

Zwei Impfmethoden wurden angewendet.

3.4.1. Methode nach NAIR und ELLINGBOE (1962)

Bei dieser Methode werden die Konidien von den Pusteln der Kulturpflanzen auf Objektträger geschüttelt. Nachdem mit dem Mikroskop überprüft ist, ob die Konidien auf der Glasoberfläche gleichmäßig verteilt sind, werden sie mit einem Stempel, der mit einem 2,5 cm langen und 1 cm breiten sterilen Baumwollstreifen bespannt ist, auf das obere Drittel des Primärblattes übertragen.

Mit einem Objektträger können insgesamt 16 Pflanzen beimpft werden. Die beimpfte Blattfläche beträgt im Durchschnitt $1,4 \text{ cm}^2$ und enthält im Mittel 100 Konidien.

Die Zahl der Konidien pro Pflanze schwankte zwischen 30 und 200. Wegen dieser ungleichmäßigen Verteilung der Konidien wurde eine eigene Impfmethode entwickelt, bei der ein Impfturm eingesetzt wird.

3.4.2. Bau eines Impfturmes

Aus der Literatur (HART und MacLEOD 1955; ROWELL und OLIEN 1957; HOYER 1962; EYAL, CLIFFORD und CALDWELL 1968) wurde die Anregung zum Bau eines Impfturmes übernommen.

Abbildung 2 zeigt die Einzelteile des Impfturmes. Abbildung 3 den gesamten Impfturm.

Die Pflanzen werden zwischen den Holzleisten so auf die Grundplatte gelegt, daß ihre Blattoberfläche nach oben zeigt; der nicht zu beimpfende Teil wird abgedeckt. Zwischen den Holzleisten und der Glasglocke liegt ein Schaumstoffring.

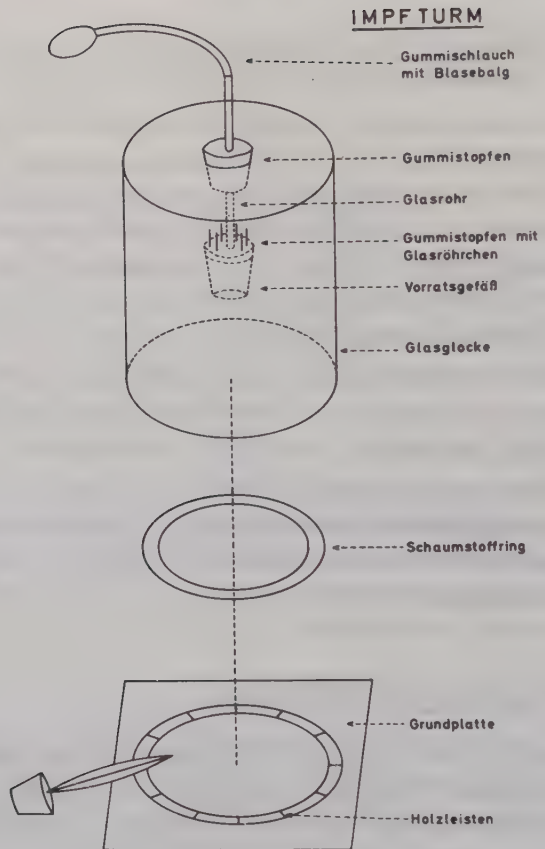


Abb. 2: Aufbau des Impfturmes

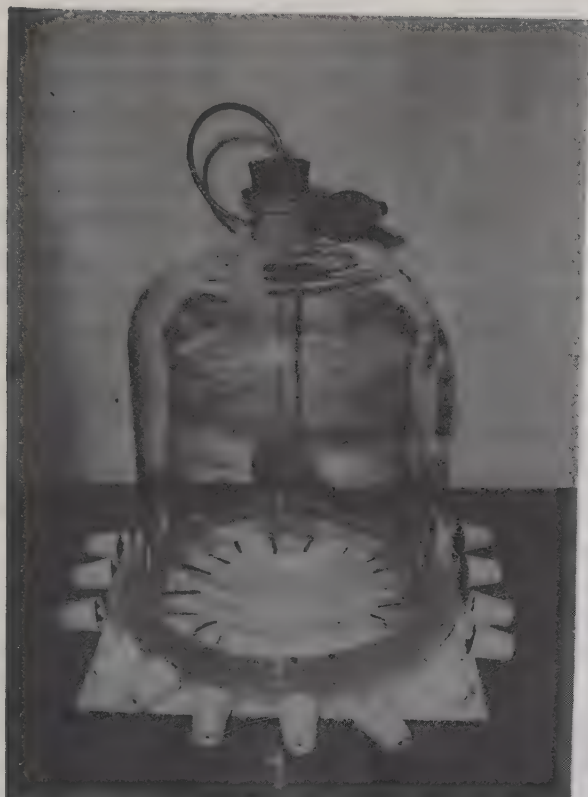


Abb. 3: Impfturm mit Pflanzen

Die gewünschte Konidienmenge wird im Vorratsgefäß auf der Analysenwaage abgewogen und das Gefäß fest an den Gummistopfen gedrückt, der 7 Durchbohrungen mit eingepaßten Glasröhrchen enthält. Die Konidien werden mit dem Blasebalg verstäubt. Nach 10 min. haben sich fast alle Konidien auf der Grundplatte mit den Pflanzen abgelagert. Mit dieser Methode können 2 cm^2 große Blattflächen der Primärblätter hinreichend gleichmäßig beimpft werden.

3.5. Berechnung der Blattfläche

Die Primärblätter der 7 Tage alten Gerstenpflanzen werden bis zu einer Länge von etwa 6 cm auf die Grundplatte des Impfturmes geschoben. Von dieser Blattfläche wird ein vorher bemessener Blattabschnitt von 2 cm^2 beimpft. Der Rest des Blattes wird nach Markierung des Abschnittes abgedeckt.

Verkürzt man das Blatt um seine Blattspitze, so entsteht ein annähernd gleichschenkelig trapezförmiger Blattabschnitt mit einer aus den Blattbreiten a und c und der Höhe h berechenbaren Fläche von

$$F = \frac{a + c}{2} \cdot h \quad (\text{Abb. 4})$$

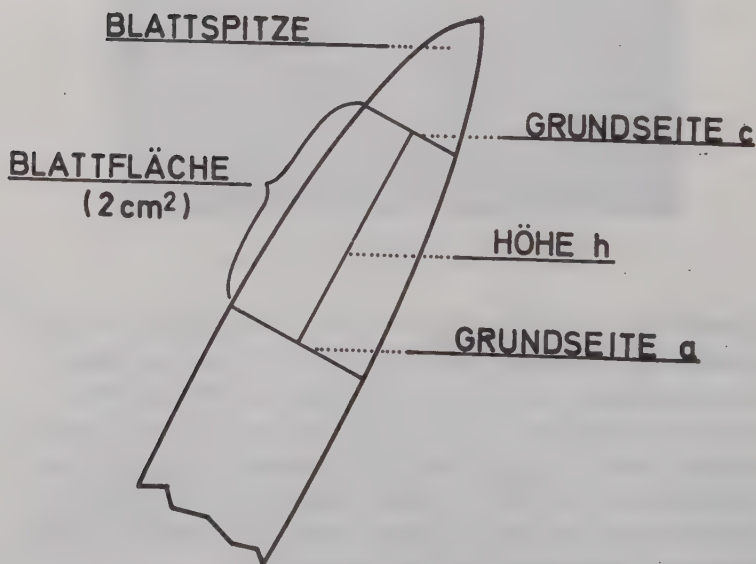


Abb. 4: Berechnung der Blattfläche

Die Blattfläche dieses Trapezes wird gleich 2 cm^2 gesetzt und die Grundseite der aus der Berechnung wegfallenden Blattspitze (ca. 0,5 - 1 cm) mit einem 'Glasmarker' eingezeichnet.

Diese erste Markierungslinie entspricht dann der Grundseite c des Trapezes; sie variiert zwischen 0,4 und 0,8 cm. Der Abstand der dazu parallelen Seite a, deren Länge zwischen 0,5 cm und 1 cm liegt, kann aus der Höhe h berechnet werden.

$$h = \frac{2 F}{a + c}$$

Die Trapezhöhe variiert zwischen 2,5 cm und 3,5 cm. Mit Hilfe eines elektronischen Tischrechners erhält man Werte für h als Tabelle ausgedruckt.

In der Praxis braucht man dann lediglich die Grundseite c an der Blattspitze einzeichnen und mit der Schublehre nachmessen. Nach Ablesen des entsprechenden Wertes für h aus der Tabelle kann schließlich die durch den Fußpunkt der Höhe verlaufende Grundseite a mit dem 'Glasmarker' eingezeichnet werden.

Um den mittleren Fehler zu bestimmen, der sich bei Anwendung dieser Methode ergibt, wurden die markierten 2 cm^2 großen Blattflächen von 68 Gerstenpflanzen mit Millimeterpapier nachgemessen. Der Mittelwert der Blattflächen betrug $(1,905 \pm 0,107) \text{ cm}^2$. Bei dieser Methode entsteht also ein mittlerer Fehler von 5 %.

3.6. Überprüfung der Konidienkeimung

In den ersten 5 Stunden nach der Impfung wurde die Keimung der Konidien nach einem Verfahren von WENZL (1939) an jeweils 5 Pflanzen mit Hilfe von Gelatine-Abzügen stündlich verfolgt. Als gekeimt galt eine Konidie, wenn ihr Keimschlauch länger als breit war (MANNERS und HOSSAIN 1962).

Vom Erscheinen der ersten sekundären Hyphen bis zum Haften der Infektion erfolgte die Kontrolle im Abstand von 2 Stunden. Nach der Impfmethode von NAIR und ELLINGBOE wurden im Mittel 100 Konidien pro Pflanze verimpft, so daß bei einer Wiederholung des Versuches insgesamt 1000 Konidien pro Versuchsstunde ausgezählt wurden. Mit dem Stereomikroskop konnte stichprobenweise überprüft werden, ob der Gelatinefilm alle Konidien von den Blättern abgelöst hatte.

Wenn 50 % der gekeimten Konidien sekundäre Hyphen gebildet hatten, wurde die Infektion als erfolgreich abgeschlossen angesehen, d. h. die Infektion haftete.

3.7. Bestimmung der Inkubations- und Latenzzeit

Nach GÄUMANN (1951) umfaßt die Inkubationszeit die Zeitspanne von Beginn der Infektion bis zum Manifestwerden der Krankheit; die Fruktifikationszeit ist die Zeitspanne zwischen dem Beginn der Infektion und dem Erscheinen der ersten Fruktifikationen.

GÄUMANN verwendet den Begriff 'Fruktifikationszeit' anstelle von Latenzzeit. Beide Begriffe sind jedoch identisch. Da 'Latenzzeit' der häufiger gebrauchte Begriff ist, wird nur er in dieser Arbeit gesetzt. In Anlehnung an GÄUMANN wurden beide Begriffe so definiert:

Die Inkubationszeit ist die Zeit, die vom Beginn der Infektion bis zum Manifestwerden der Hauptmenge der Läsionen verstreicht. Die Latenzzeit ist die Zeit, die von Beginn der Infektion bis zur Ablösung neuer Konidien vergeht. In den Versuchen galt die Latenzzeit immer dann als abgeschlossen, wenn pro Blatt 100 neugebildete Konidien geerntet werden konnten.

Zur Ermittlung der Inkubationszeit wurden die Läsionen auf insgesamt 100 Pflanzen ausgezählt (pro Versuch 50 Pflanzen). Voraussetzung war, daß jede Pflanze am Ende der Inkuba-

tionszeit mindestens 10 Läsionen aufwies. Als Intervall zwischen zwei Zählungen war ein Abstand von 6 Stunden gewählt worden. Dieser Zeitraum erwies sich aufgrund von Vorversuchen als zweckmäßig.

Zur Bestimmung der Latenzzeit wurden zunächst die Konidien von je 10 Primärblättern zufällig ausgewählter Pflanzen in 5 cm lange Präparategläser geerntet. Diese wurden anschließend mit einem Gemisch (2 ml) aus 50 % Alkohol und 50 % Glyzerin gefüllt und 1 min. lang geschüttelt. Dann wurden die Konidien von 10 Proben aus jeweils 0,02 ml des Gemisches unter dem Mikroskop ausgezählt.

Diese Methode zur Bestimmung der Latenzzeit erwies sich als nicht voll befriedigend, da die Konidien gewaltsam von den Blättern abgeschüttelt werden und auf diese Weise die Dynamik des Sporulationsprozesses gestört wird.

Deswegen wurde für Erysiphe graminis f. sp. hordei und speziell auf die Wachstumsschranke zugeschnitten eine Sporenfalle konstruiert, mit der Zeitpunkt und Ablauf der Sporulation erfaßt werden können.

3.8. Bau der Sporenfalle

Die Sporenfallen neuerer Bauart (MAY 1945; HIRST 1953; GREGORY 1954; PANZER, TULLIS und van ARSDEL 1957; PADY 1959; KRAMER und PADY 1966; CASSELMANN und BERGER 1970) arbeiten alle nach dem gleichen Prinzip. In einem geschlossenen Behälter, der mit einem Ansaugschlitz und einem Absaugstutzen versehen ist, wird durch eine Vakuumpumpe ein Unterdruck erzeugt. So entsteht ein durch den Ansaugschlitz in den Behälter gerichteter Luftstrom. Unmittelbar hinter dem Ansaugschlitz bewegt sich ein Objektträger oder ein durchsichtiger mit einer klebrigen Masse bestrichener Film auf einer Lauftrommel. Im Luftstrom enthaltene Sporen oder Partikel werden auf den Objektträger bzw. Film geschleudert und haften fest. Durch eine verschließbare Öffnung kann der Objekt-

träger oder der Film herausgenommen werden. Der Film wird von der Lauftrommel abgelöst und in Abschnitte geteilt, die einer Stunde entsprechen. Diese Abschnitte werden für die mikroskopische Untersuchung auf einem Objektträger befestigt. Auf diese Weise können die Konidien ausgezählt werden.

Die in der Abbildung 5 u. 6 mit ihren Einzelteilen gezeigte Sporenfalle ist nach dem oben genannten Prinzip konstruiert. Die Falle hat eine Länge von 12 cm und einen Durchmesser von 10 cm. Mit einem Rotameter wurde die anzusaugende Luftmenge auf 10 l/min. eingestellt. Diese Sporenfalle zeichnet

SPORENFALLE

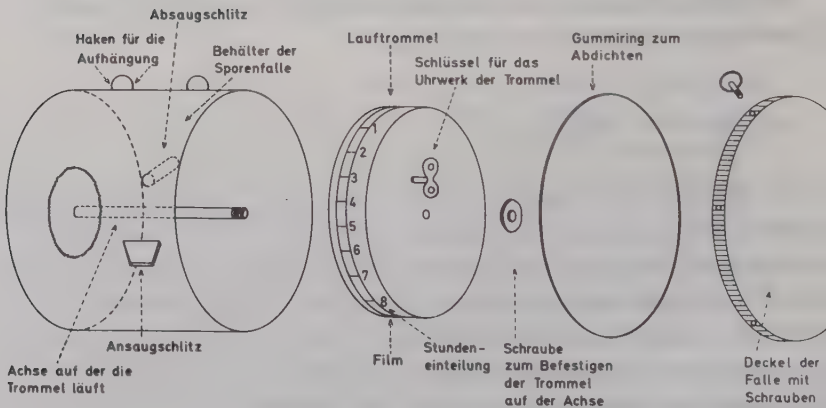


Abb. 5: Aufbau der Sporenfalle

sich dadurch aus, daß sie nur geringe Ausmaße hat und deswegen in einem Klimaschrank gut untergebracht werden kann. Außerdem arbeitet sie vollautomatisch für 24 Stunden durch ein Laufwerk einer Uhr, das in die Trommel eingefügt ist. Abbildung 7 zeigt die Sporenfalle im WEISS-Klimaschrank über den Pflanzen.

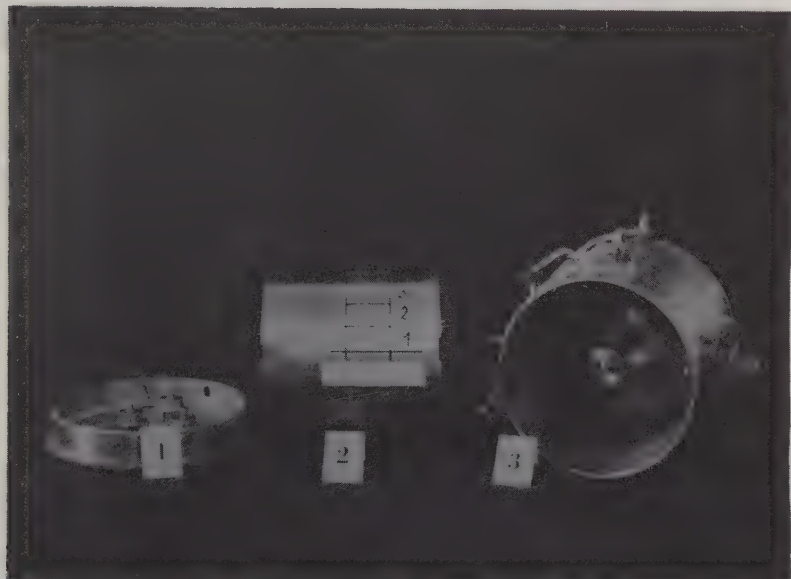


Abb. 6: Einzelteile der Sporenfalle

- 1 - Deckel mit Schrauben und Gummidichtung
- 2 - Lauftrommel mit Stundeneinteilung und Film
- 3 - Gehäuse der Sporenfalle



Abb. 7: Sporenfalle im WEISS-Klimaschrank
über den Pflanzen

4. ERGEBNISSE

4.1. Keimungs- und Infektionsstadien

Erysiphe graminis f. sp. hordei zählt zu den Ektoparasiten. Nur die Haustorien des Erregers sind in das Protoplasma der Epidermiszellen des Wirtes eingebettet. Das übrige Myzel mit Fruktifikationsorganen befindet sich außerhalb der Pflanzenzelle auf der Blattoberfläche. Deshalb lassen sich alle Entwicklungsstadien des Pilzes leicht mit einem Oberflächenfilm abziehen und unter dem Mikroskop kontrollieren.

Die Infektion der Gerste mit Erysiphe graminis durchläuft mehrere Phasen, die in jedem Versuch wiederkehren, Keimung und Infektion werden deshalb im folgenden anhand einiger Abbildungen näher erläutert.

Für eine Infektion müssen ein anfälliger Wirt und ein virulenter Erreger in irgendeiner Weise zusammentreffen. Im Freiland werden im allgemeinen die Konidien durch den Wind verbreitet; von diesen landet nur ein Teil auf geeigneten Wirten.

Im Labor werden die Konidien durch Impfung künstlich und stets in vergleichsweise hoher Dichte aufgetragen. Gelangen vitale Konidien auf die Blattoberfläche, keimen sie innerhalb einer bestimmten Zeit aus.

Unter Versuchsbedingungen von 22 °C, 18 000 lx, 70 % relative Luftfeuchte und einer Photoperiode von 12 Stunden erscheinen die ersten Keimhyphen schon 1 Stunde nach der Impfung. Abbildung 8 zeigt dieses Keimstadium.

In den anschließenden 3 Stunden wächst der Keimschlauch weiter aus; er wird aber nur in Ausnahmefällen länger als die Konidie (30 µ). Vier Stunden nach der Impfung entstehen an den Spitzen der Keimhyphen die ersten Appressorien als keulige Anschwellungen. Von der Impfung bis zur vollen Entwicklung der Appressorien vergehen etwa 8 - 10 Stunden. Eine Konidie mit reifem Appressorium ist in Abbildung 9 zu



Abb. 8: Gekeimte Konidie 1 Stunde nach der
Impfung (550 x) Interferenzkontrast

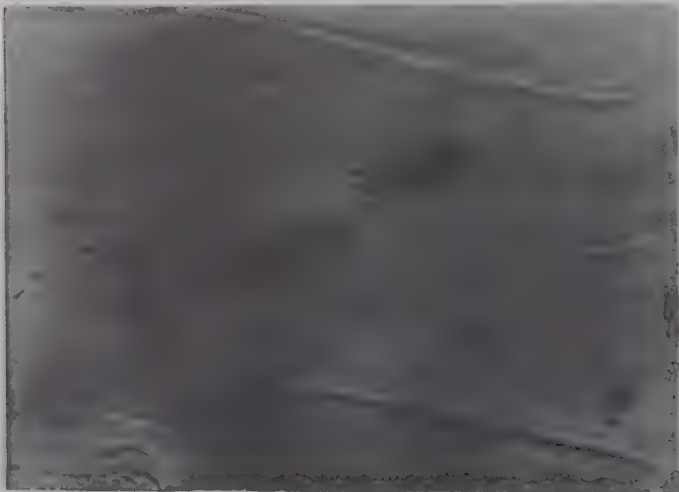


Abb. 9: Konidie mit reifem Appressorium
10 Stunden nach der Impfung (720 x)
Durchlicht-Hellfeld



Abb. 10: Konidien mit reifem Appressorium und sekundärer Hyphe 16 - 20 Stunden nach der Impfung (520 x) Interferenzkontrast



Abb. 11: Haustorium mit kleinen Anhängseln 20 Stunden nach der Impfung (550 x) Durchlicht-Hellfeld

sehen. Typisch für das reife Appressorium ist die Zellwand zwischen Keimhyphye und Appressorium; sie ist im Foto als helle Bande gut zu erkennen. Von der Spitze des Appressoriums wächst 10 Stunden nach der Impfung die Infektionshyphye aus (HIRATA 1967), die durch Kutikula und Epidermiszellwand in das Protoplasma der Epidermiszelle eindringt. Aus der Infektionshyphye entsteht schließlich das primäre Haustorium in Form einer kleinen Kugel.

Anschließend wandert ein Zellkern vom Appressorium durch die Infektionshyphye in das junge Haustorium, und zwischen Haustorium und Appressorium bildet sich eine Zellwand (HIRATA 1967). Von diesem Zeitpunkt an ist der Erreger gegen UV-Strahlung nicht mehr empfindlich. Experimente zeigten, daß die Epidermis der Pflanzenzelle den Zellkern des Haustoriums vor Strahlungsschäden schützt (MOUNT 1968).

Eigene Untersuchungen ergaben, daß nach diesem Stadium zwar alle Konidien samt Appressorien und sekundären Hyphen mit einem Gelatinefilm von der Blattoberfläche abgelöst werden können, dabei reißen aber die Infektionshyphen zwischen Haustorium und Appressorium auseinander. Trotz dieser radikalen Methode erscheint nach 3 Tagen wieder eine Vielzahl von Mehltaukolonien auf der Blattoberfläche. Der Parasit muß offensichtlich von den in der Pflanzenzelle geschützt liegenden intaktgebliebenen Haustorien neues Oberflächenmyzel ausgebildet haben.

14 Stunden nach der Impfung konnten die ersten sekundären Hyphen beobachtet werden. Die sekundäre Hyphye wächst auf der Blattoberfläche an der Spitze des Appressoriums aus. In Abbildung 10 sind 2 Konidien mit Appressorium und sekundärer Hyphye zu erkennen. Die sekundäre Hyphye ist der zeigefingerförmige Fortsatz am Appressorium. Zu diesem Zeitpunkt ist das Haustorium in der Epidermiszelle bereits zu einem sackartigen Gebilde herangewachsen. In Abbildung 11 und 12 sind in der Bildmitte je ein Haustorium zu erkennen. Beide Haustorien befinden sich in einem fortgeschrittenen Stadium und weisen schon kleine Anhängsel auf.



Abb. 12: Junges Haustorium in einer Epidermis-
zelle 20 Stunden nach der Impfung (720 x)
Durchlicht-Hellfeld



Abb. 13: Konidie mit sich verlängernder sekundärer
Hyphe 24 Stunden nach der Impfung (550 x)
Interferenzkontrast



Abb. 14: Junge Mehltaukolonie 48 Stunden nach der
Impfung (250 x) Interferenzkontrast



Abb. 15: Reifes Haustorium in der Epidermiszelle
48 Stunden nach der Impfung (720 x)
Durchlicht-Hellfeld



Abb. 16: Mehлтаukolonie 60 - 66 Stunden nach der
Impfung (250 x) Interferenzkontrast



Abb. 17: Mehлтаukolonie 60 - 66 Stunden nach der
Impfung (250 x) Interferenzkontrast

In dem Maße wie das Haustorium in der Pflanzenzelle weiter heranwächst, breitet sich die sekundäre Hyphe auf der Blattoberfläche aus. Abbildung 13 zeigt das Stadium 24 Stunden nach der Impfung. Nach 48 Stunden hat sich aus der sekundären Hyphe schon eine kleine Mehltaukolonie mit einigen Seitenverzweigungen gebildet (Abb. 14). Abbildung 15 zeigt für dieses Stadium der Mehltaukolonie das zugehörige Haustorium. Die Hyphen liegen außerhalb der Epidermiszelle auf der Blattoberfläche. Das Haustorium befindet sich unter der Mehltaukolonie in der Epidermiszelle. Vom Zentralkörper des Haustoriums haben sich mehrere fingerförmige Ausstülpungen gebildet. Die Anhängsel dienen offensichtlich zur Oberflächenvergrößerung; auf diese Weise kann das Haustorium noch mehr Nährstoffe aus dem Protoplasma der Epidermiszelle aufnehmen.

In Abbildung 16 und 17 sind Mehltaukolonien 60 - 66 Stunden nach der Impfung aufgenommen. Diese Kolonien verursachen die ersten Läsionen, die sich auf der Blattunterseite unter den Pusteln bilden. Von den parallel zu den Leitbündeln des Blattes verlaufenden Hyphen zweigt eine Vielzahl seitlich sprossender Hyphen ab.

Aus den älteren Hyphen der Mehltaukolonien entwickeln sich 78 Stunden nach der Impfung die ersten Konidienträger, die schließlich die neue Konidiengeneration hervorbringen.

4.1.1. Keimung der Konidien und Bildung der Appressorien

4.1.1.1. Einfluß der Temperatur

Der Einfluß der Temperatur auf die Keimung der Konidien wurde in einem CHRIST-Lichtthermostaten bei 4500 lx, 60 - 96 % relativer Luftfeuchte (Tag) und 70 - 96 % relativer Luftfeuchte (Nacht) sowie bei einer Photoperiode von 12 Stunden überprüft. Die Schwankungen in der relativen Luftfeuchte wurden durch das Kühlsystem des Thermostaten verursacht. Beim Laufen der Kältemaschine kondensierte an den Kühlrippen ein Teil des Wasserdampfes der Kammerluft aus, was zu einer Verringerung der relativen Luftfeuchte führte. Durch die Transpiration der Pflanzen und die Verdunstung des Wassers aus den Schalen, in denen die Pflanzen standen, stieg die relative Luftfeuchte bis zum nächsten Anspringen der Kältemaschine in der Kammerluft wieder an.

Unter diesen Bedingungen keimten bei einer Temperatur von 22 °C bis zu 80 % der Konidien (Abb. 18). Bei 26 °C stieg die Keimungsrate in den ersten 6 Stunden bis über 60 % an und pendelte sich in den folgenden Stunden auf 50 % ein. Unter den tieferen Temperaturen von 18 °C, 14 °C und 10 °C keimten in den ersten 8 Stunden nur verhältnismäßig wenig Konidien. Bei 14 °C und 10 °C kam es offensichtlich aufgrund der relativ niedrigen Temperatur zu einer Keimungsverzögerung. Bei 18 °C lag die Zahl der gekeimten Konidien von der 6. bis zur 26. Stunde zwischen 35 und 45 %. Verglichen mit den Keimungsraten unter 22 °C und 26 °C liegt dieser Prozentsatz zu niedrig. Die zu geringe Keimungsrate bei 18 °C wurde sehr wahrscheinlich durch die ungünstigeren vorinokulativen Bedingungen während der Anzucht der Konidien verursacht. In später mit den WEISS-Klimaschränken durchgeführten Versuchen konnte nachgewiesen werden, daß optimale Lichtverhältnisse (38 000 lx) für den Wirt und relative Luftfeuchten über 90 % für den Parasiten während seiner Anzucht die Vitalität der Konidien stark erhöhen.

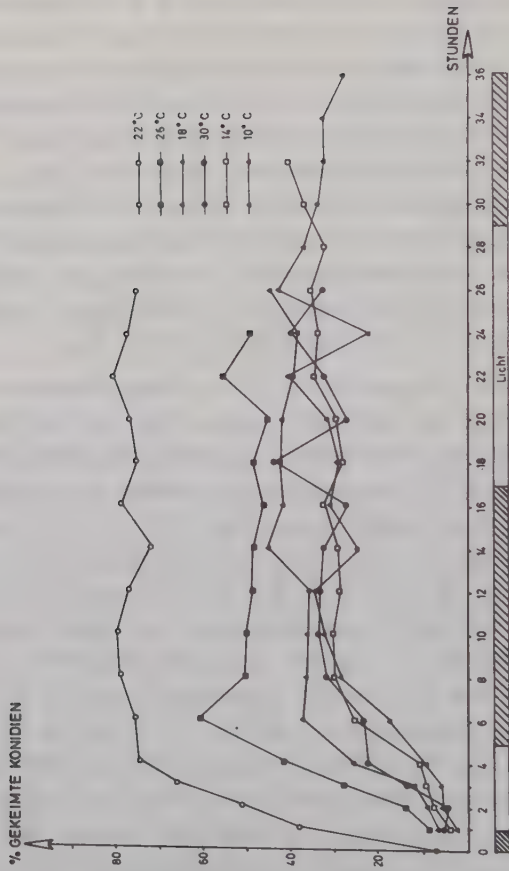


Abb. 18: Einfluß der Temperatur auf die Keimung der Konidien bei 4 500 lx und 60 - 96 % r. F.

GÄUMANN versteht unter Vitalität die Lebensenergie, mit der ein Organismus gesamthaft auf die Umwelt reagiert. Hier ist mit Vitalität die Keimkraft der Konidie gemeint, die je nach Nährstoff und Wasservorrat der Konidie unterschiedlich hoch sein kann.

Im Verlauf der ersten Versuche stand zur Anzucht der Konidien noch kein weiterer Klimaschrank zur Verfügung. Die Konidienmutterpflanzen mußten deshalb in einem Gewächshaus angezogen werden. Für die Wintermonate war das Gewächshaus mit einer Heizung und einer Zusatzbeleuchtung ausgestattet. Temperatur, relative Luftfeuchte und die Beleuchtungsstärke konnten nicht konstant gehalten werden, sie schwankten entsprechend der jeweiligen Tageswitterung beträchtlich. In den Monaten Juni bis Dezember 1970 wurden die Konidien für die Versuche im Gewächshaus angezogen und anschließend folgenden Temperaturen im CHRIST-Lichtthermostaten unterworfen:

Versuch:	1	2	3	4	5	6
Monat:	Juni	August	September	Oktober	November	Dezember
Versuchs- temp.:	22 °C	26 °C	30 °C	18 °C	14 °C	10 °C

Mit abnehmender Lichtintensität und Sonnenscheindauer vom Sommer zum Winter verringerte sich das Keimungsniveau von 80 % (Juni) auf 30 % (Nov./Dez.) als Folge der Minderung der Vitalität der Konidien.

Die ersten Appressorien wurden bei den höheren Temperaturen von 26 °C und 30 °C 3 Stunden nach der Impfung beobachtet, bei 14 °C, 18 °C und 22 °C eine Stunde später (Abb. 19). Bei 10 °C war für die Bildung der Appressorien ein Zeitraum von 6 Stunden erforderlich. Während der 3. und 36. Stunde entwickelten unter den Temperaturen von 22 °C und 26 °C über 40 % der Konidien Appressorien. Bei den übrigen Versuchstemperaturen von 30 °C, 18 °C, 14 °C und 10 °C bewegte sich der Prozentsatz der Konidien mit Appressorien zwischen 20 und 35 %. Am stärksten war die Keimung bei 22 °C und 26 °C

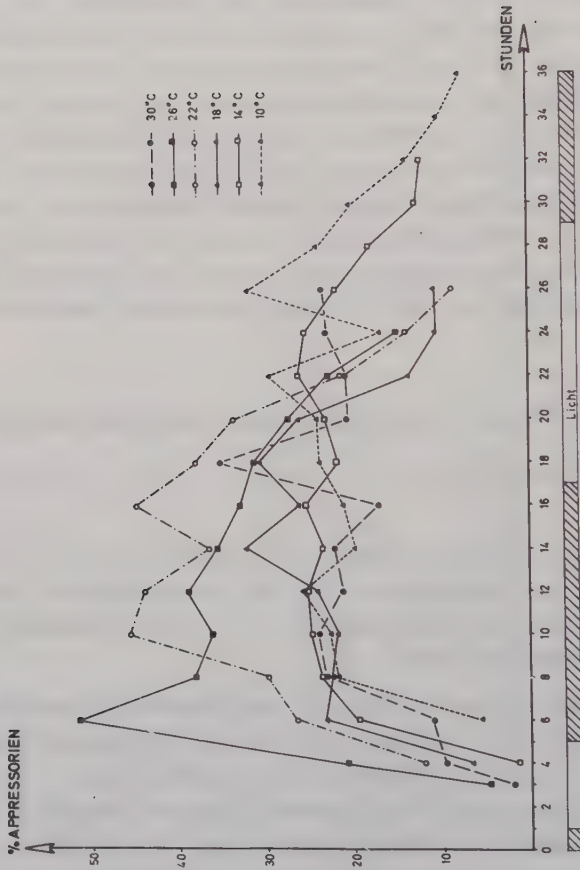


Abb. 19: Einfluß der Temperatur auf die Bildung der Appressorien bei 4 500 lx und 60 - 96 % r. F.

(Abb. 18); unter diesen Temperaturen bildeten sich ebenfalls die meisten Appressorien (Abb. 19).

Die Appressorienbildung läuft, im wesentlichen durch die Temperatur bedingt, in allen Versuchsserien nach dem gleichen Schema ab. Von der 3. - 4. Stunde nach der Impfung nimmt die Zahl der Appressorien bis zur 16. Stunde ständig zu. Von diesem Zeitpunkt an wachsen seitlich an den Appressorien die ersten sekundären Hyphen aus. Da jedes Appressorium, das eine sekundäre Hyphe gebildet hat, bei der Auszählung nicht mehr gewertet wird, nimmt die Zahl der Appressorien ab der 16. Stunde bis zur 26. Stunde laufend ab.

4.1.1.2. Einfluß der Temperatur und einer höheren Beleuchtungsstärke

Die Temperaturen aus den vorangegangenen Versuchen (10 °C, 14 °C, 18 °C, 22 °C, 26 °C und 30 °C) wurden beibehalten. Um die Beleuchtungsstärke von 4 500 lx auf 10 000 lx zu steigern, mußten neben den HQL-Lampen (Osram 400 W) die vier Concentra-Lampen (Osram 75 W) des Thermostaten eingeschaltet werden. Die abgestrahlte Lichtintensität, mit dem Solarimeter CM 2 der Firma KIPP und ZONEN (Delft/Holland) 70 cm unter den Lampen in Höhe der Pflanzen gemessen, betrug 0,237 g cal/cm² min; die Beleuchtungsstärke wurde mit dem Luxmeter der Firma Dr. B. LANGE (Berlin) gemessen. Die relative Luftfeuchte schwankte während der Versuche stark, am Tage zwischen 40 und 80 %, nachts zwischen 80 und 96 %.

Die Anzucht der Konidien brauchte nicht mehr in dem Gewächshaus vorgenommen zu werden, sondern erfolgte in einem weiteren CHRIST-Lichtthermostaten. Die Konidien wurden bei 20 °C, 10 000 lx, einer Photoperiode von 12 Stunden und einer relativen Luftfeuchte von 60 - 96 % angezogen. Die Keimung der Konidien wurde in allen folgenden Versuchen nicht mehr wie in Versuchsserie I von der 1. bis zur 26. Stunde bzw. 36. Stunde überprüft, sondern nur noch während

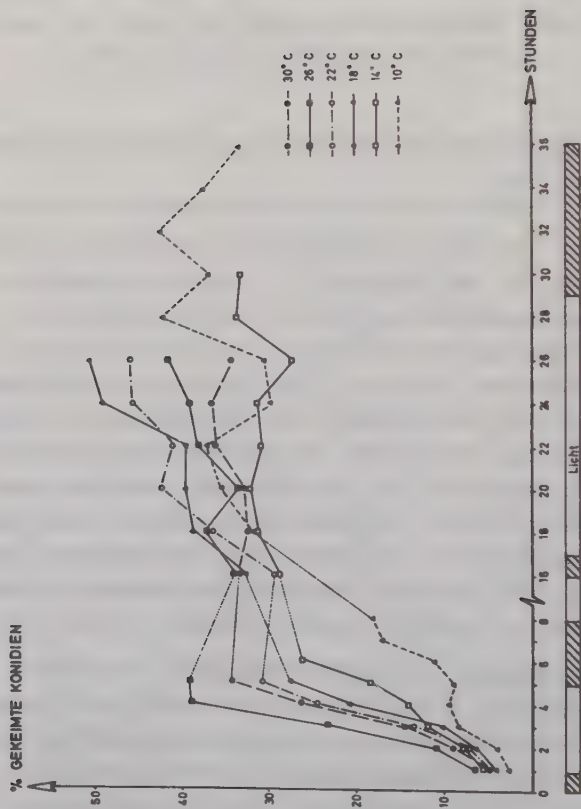


Abb. 20 : Einfluß der Temperatur auf die Keimung der Konidien bei 10 000 lx und 40 - 96 % r. F.

der entscheidenden Entwicklungsstadien des Erregers, einmal von der 1. bis zur 5. Stunde (Entstehung der Keimhyphen bis zur Bildung der Appressorien) und von der 16. bis zur 26. Stunde (Erscheinen der sekundären Hyphen bis zum Haften der Infektion).

Von der 1. bis zur 5. Stunde stieg nur bei 26 °C die Keimungsrate auf 39 % an (Abb. 20). Bei allen anderen Temperaturen lag der Prozentsatz an gekeimten Konidien deutlich unter diesem Wert. Von der 16. bis zur 26. Stunde nahm die Zahl an gekeimten Konidien bei 18 °C, 22 °C und 26 °C zwar ständig zu, überschritt jedoch nur bei 18 °C nach 26 Stunden die 50 % Grenze. Bei 10 °C und 14 °C schwankte der Prozentsatz an gekeimten Konidien wie in Versuchsserie I zwischen 30 und 40 %.

Nachdem auch für die Anzucht der Konidien ein CHRIST-Lichtthermostat zur Verfügung stand, wurde erwartet, daß bei Anzuchtbedingungen von 20 °C, 10 000 lx, 60 - 96 % relativer Luftfeuchte und 12-stündiger Photoperiode, ähnlich hohe Keimungsraten erzielt würden wie bei den im Sommer im Gewächshaus angezogenen Konidien (vgl. 4.1.1.1.).

Aufgrund der in Abbildung 20 dargestellten Ergebnisse sind jedoch die im CHRIST-Lichtthermostaten angezogenen Konidien weniger vital als die während der Sommermonate (Juni/Aug.) im Gewächshaus herangewachsenen Konidien.

Die höhere Beleuchtungsstärke während der Versuche (10 000 lx) scheint außerdem die Keimung der Konidien zu hemmen.

In Versuchsserie I wurden die höchsten Keimungsraten unter 22 °C und 26 °C (Beleuchtungsstärke 4 500 lx) erhalten.

Unter der Beleuchtungsstärke von 10 000 lx stieg der Prozentsatz an gekeimten Konidien von der 16. bis zur 26. Stunde bei 18 °C auf 50,6 %, bei 22 °C auf 45,8 %, bei 26 °C auf 41,6 % und bei 30 °C auf 34 % an. Mit zunehmender Temperatur verringerte sich die Zahl an gekeimten Konidien.

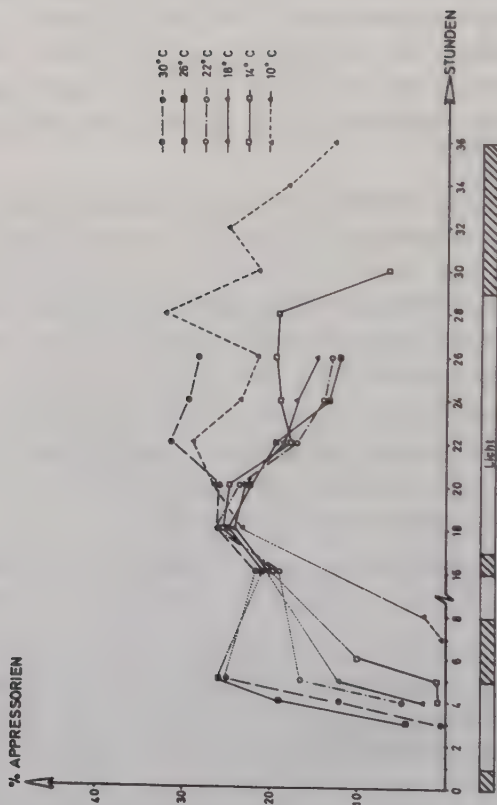


Abb. 21: Einfluß der Temperatur auf die Bildung der Appressorien bei 10 000 lx und 40 - 96 % r. F.

Das Licht im Thermostaten, das während der Photoperiode auf Wirt und Erreger einwirkte, enthielt durch die 4 Concentra-Lampen einen hohen Rot- und Infrarot-Anteil. Dies konnte nach Abschirmen der Thermosäule mit einem Infrarotfilter festgestellt werden.

Die Infrarot-Strahlung kann von den Pflanzen für die Photosynthese nicht genutzt werden. Sie wird von den Wassermolekülen in den Zellen absorbiert und in Wärme umgewandelt. Dadurch erhöht sich die Blattemperatur und differiert von der Lufttemperatur in der Kammer.

Die ersten Appressorien erschienen unter der Beleuchtungsstärke von 10 000 lx bei 26 °C und 30 °C nach 3 Stunden, bei 14 °C, 18 °C und 22 °C eine Stunde später (Abb. 21). Im Vergleich zu Versuchsserie I verzögerte sich bei 10 °C die Appressorienbildung um eine Stunde (auf 7 Stunden). Unterschiede ergaben sich auch in der Menge der pro Stunde hervorgebrachten Appressorien. Unter 4 500 lx (Abb. 19) wurden von der 3. bis zur 8. Stunde bei 10 °C, 14 °C, 18 °C, 22 °C und 26 °C mehr Appressorien gebildet als unter 10 000 lx (Abb. 21). Nur bei 30 °C bildeten sich unter 10 000 lx mehr Appressorien als unter 4 500 lx. Von der 16. bis zur 36. Stunde entstanden in Versuchsserie I unter Temperaturen von 14 °C, 18 °C, 22 °C und 26 °C ebenfalls mehr Appressorien als in Versuchsserie II. Bei 10 °C schwankte der Prozentsatz an Appressorien in beiden Versuchsserien von der 16. bis zur 36. Stunde gleich stark.

Die höhere Beleuchtungsstärke von 10 000 lx scheint vor allem in den ersten Stunden der Keimung die Appressorienbildung zu verzögern. Die größeren Zuwachsraten an Appressorien bei 22 °C und 26 °C in Versuchsserie I scheinen durch die vitaleren Konidien verursacht zu sein.

4.1.1.3. Einfluß wechselnder Tages- und Nachttemperaturen

In Anlehnung an den in der Natur deutlich ausgeprägten Rhythmus zwischen einer höheren Tages- und einer tieferen Nachttemperatur wurde mit folgenden Temperaturkombinationen gearbeitet: 18 °C/14 °C (Tag/Nacht), 22 °C/18 °C, 26 °C/22 °C und 30 °C/24 °C. Die relative Luftfeuchte schwankte während des Tages zwischen 70 und 96 %, während der Nacht zwischen 65 und 96 %. Die Konidien wurden wie in Versuchsserie II unter den Bedingungen (20 °C, 10 000 lx, 60 - 96 % relativer Luftfeuchte, Photoperiode 12 Stunden) in einem CHRIST-Lichtthermostaten angezogen.

Die Ergebnisse über die Keimung der Konidien sind in Abbildung 22 wiedergegeben. Bei allen 4 Temperaturkombinationen stieg die Zahl an gekeimten Konidien von der 1. bis zur 5. Stunde von 7,5 % gleich stark auf 37,5 % bis 46 % an. Von der 16. bis zur 28. Stunde lag der Prozentsatz an gekeimten Konidien bei allen 4 Temperaturkombinationen zwischen 40 und 50 %. Nur bei 30 °C/24 °C wurden in der 16. Stunde weniger gekeimte Konidien ausgezählt.

Die ersten Appressorien erschienen bei 22 °C/18 °C, 26 °C/22 °C und 30 °C/24 °C nach 3 Stunden, bei 18 °C/14 °C eine Stunde später (Abb. 23). Für die Keimung der Konidien (Abb. 22) waren die Temperaturkombinationen von 22 °C/18 °C und 26 °C/22 °C in der Zeit von der 1. bis zur 5. Stunde am günstigsten. Dieser Trend trat bei der Appressorienbildung noch klarer hervor. Unter 22 °C/18 °C und 26 °C/22 °C hatten nach 5 Stunden 36,3 % und 39,2 % der Konidien Appressorien erzeugt, bei 18 °C/14 °C und 30 °C/24 °C waren es bis zu diesem Zeitpunkt nur 23,2 % und 21,2 %. Die Maxima bei der Appressorienbildung dürften bei den Temperaturkombinationen 22 °C/18 °C und 26 °C/22 °C zwischen der 5. und 16. Stunde liegen. Unter der Temperaturkombination 30 °C/24 °C wird es in dieser Zeitspanne sehr wahrscheinlich zu keiner wesentlichen Steigerung an Appressorien gekommen sein, während bei 18 °C/14 °C aufgrund der relativ niedrigen

% GEKEIMTE KONIDIEN

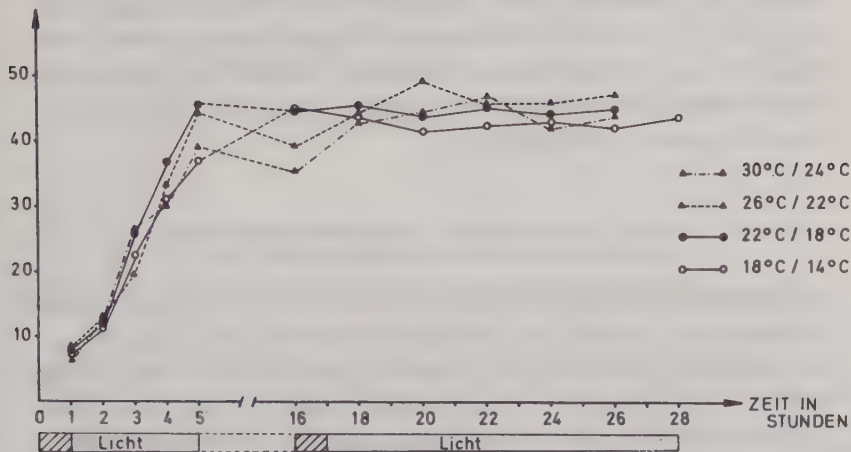


Abb. 22: Keimung der Konidien bei wechselnden Tag- und Nachttemperaturen, 4 500 lx und 70 - 96 % r. F.

% APPRESSORIEN

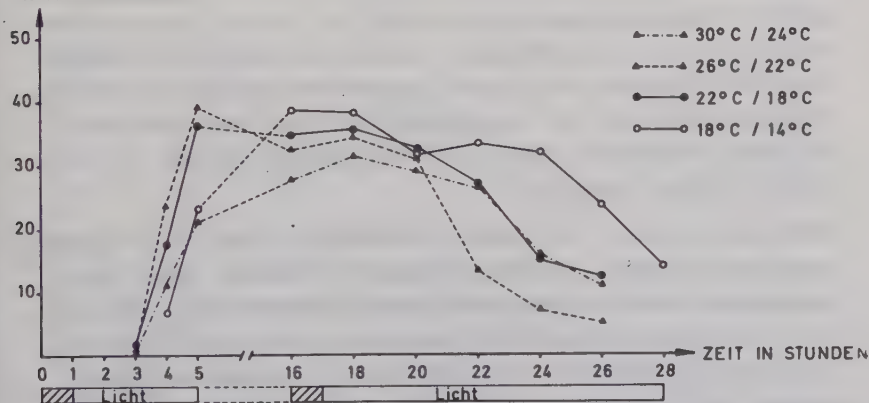


Abb. 23: Bildung der Appressorien bei wechselnden Tag- und Nachttemperaturen, 4 500 lx und 70 - 96 % r. F.

Nachttemperatur das Maximum erst nach der 16. Stunde erreicht sein dürfte. Diese Annahmen werden dadurch gestützt, daß bei 18 °C/14 °C die Menge der reifen Appressorien erst nach der 24. Stunde stärker abnimmt, während bei allen übrigen Temperaturkombinationen dieser Zeitpunkt schon nach 18 - 20 Stunden erreicht ist.

4.1.1.4. Einfluß verschieden langer Photoperioden

Die Temperaturkombination 22 °C/18 °C (vgl. 4.1.1.3.) wurde beibehalten, ebenso die Beleuchtungsstärke von 4 500 lx. Die relative Luftfeuchte schwankte zwischen 70 - 96 % (Tag) und 65 - 96 % (Nacht). Die Konidien waren im Lichtthermostaten unter den gleichen Bedingungen wie in Versuchsserie II angezogen worden. Die Photoperioden variierten von 6, 9, 12, 15 bis 18 Stunden.

Unter Photoperioden von 6, 9 und 15 Stunden waren nach 5 Stunden 35 % der Konidien gekeimt, unter der 18 stündigen Photoperiode waren es knapp 40 % und unter der 12 stündigen Photoperiode 45,5 % (Abb. 24). Das nach der 5. Stunde erreichte Keimungsniveau änderte sich von der 16. bis zur 26. Stunde unter der 9 stündigen Photoperiode und der 12 stündigen Photoperiode nicht mehr wesentlich. Unter den übrigen Photoperioden nahm der Prozentsatz an gekeimten Konidien besonders bei der 6 stündigen Photoperiode von der 16. bis zur 26. Stunde stark zu.

Unter der 9 und 12 stündigen Photoperiode konnten die ersten Appressorien nach 3 Stunden ausgezählt werden, unter den restlichen drei Photoperioden nach 4 Stunden (Abb. 25). Bis zur 5. Stunde entstanden die meisten Appressorien (36,3 %) unter der 12 stündigen Photoperiode, am wenigsten Appressorien (10 %) bildeten sich unter der 6 stündigen Photoperiode, bei den übrigen Photoperioden entwickelten bis zur 5. Stunde 20 - 25 % der Konidien Appressorien. Von der 16. bis zur 26. Stunde traten unter allen Photoperioden nur verhältnismäßig geringe Unterschiede auf.

% GEKEIMTE KONIDIEN

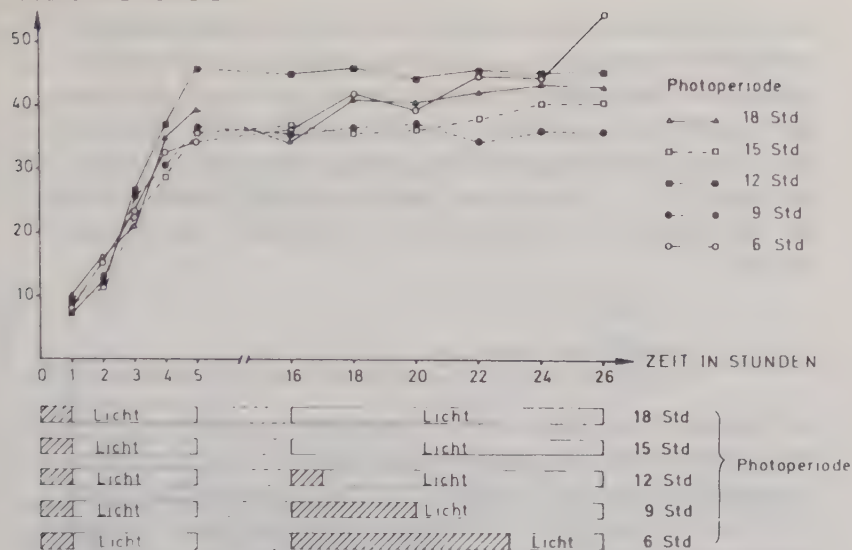


Abb. 24: Keimung der Konidien bei verschiedenen langen Photo-
perioden, 22 °C/18 °C, 4 500 lx, 65 - 96 % r. F.

% APPRESSORIEN

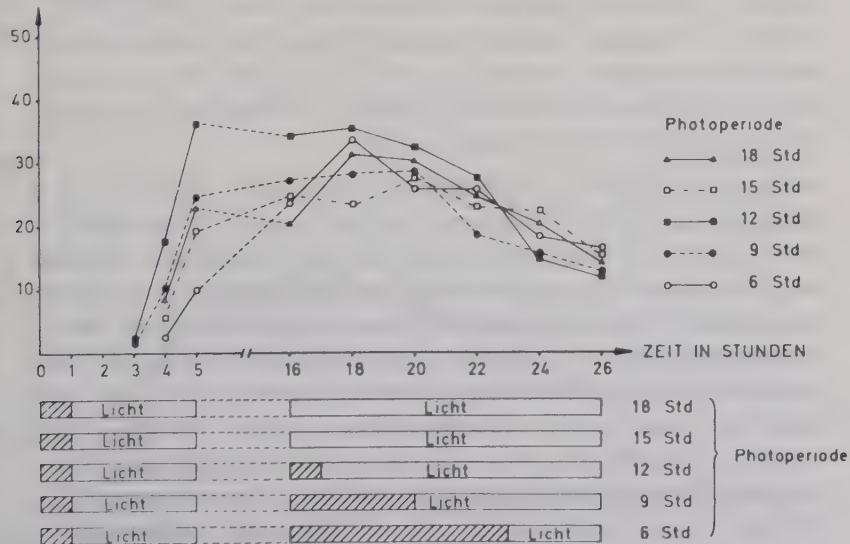


Abb. 25: Bildung der Appressorien bei verschiedenen langen
Photoperioden, 22 °C/18 °C, 4 500 lx, 65 - 96 % r.F.

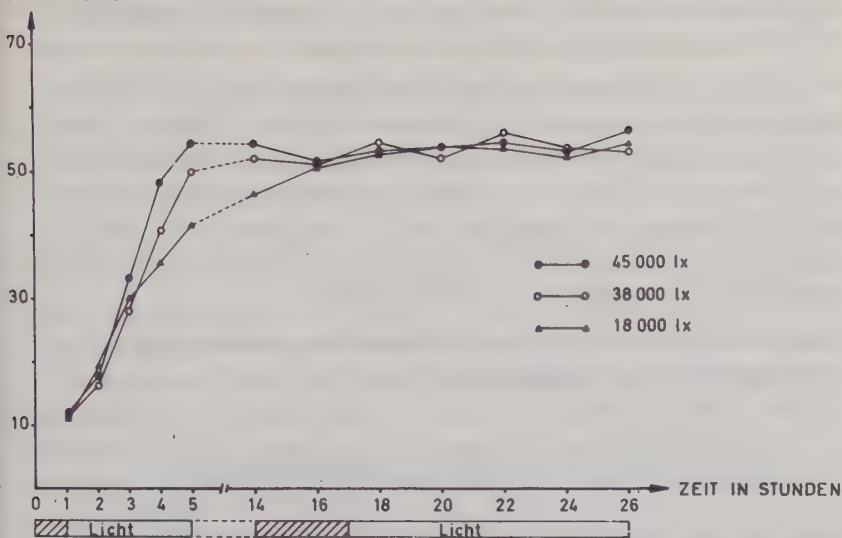
Bei der Keimung der Konidien (Abb. 24) und der Bildung der Appressorien (Abb. 25) wurden während der ersten 5 Stunden unterschiedlich hohe Raten an gekeimten Konidien und Appressorien gezählt, die aber nicht Folge verschiedenen langer Photoperioden sind. Anscheinend haben Photoperioden von 6 - 18 Stunden keinen entscheidenden Einfluß auf die Keimung der Konidien und die Bildung der Appressorien.

4.1.1.5. Einfluß unterschiedlich hoher Beleuchtungsstärken

Die Wirkung verschieden hoher Beleuchtungsstärken auf Keimung und Bildung der Appressorien konnte in einem WEISS-Klimaschrank untersucht werden. Alle Klimafaktoren außer der Beleuchtungsstärke wurden konstant gehalten. Die Temperatur betrug 22 °C, die relative Luftfeuchte 70 % und die Photoperiode 12 Stunden. Die Anzucht der Konidien erfolgte bei 22 °C, 18 000 lx, 70 % relativer Luftfeuchte und einer Photoperiode von 12 Stunden in einem zweiten WEISS-Klimaschrank. Diese Bedingungen garantierten eine Keimungsrate von 50 %. Folgende Beleuchtungsstärken wurden während der Versuche verwendet: 18 000 lx, 38 000 lx, 45 000 lx. Die drei Beleuchtungsstärken entsprechen Lichtintensitäten von 0,140; 0,280; 0,336 g cal/cm² min.

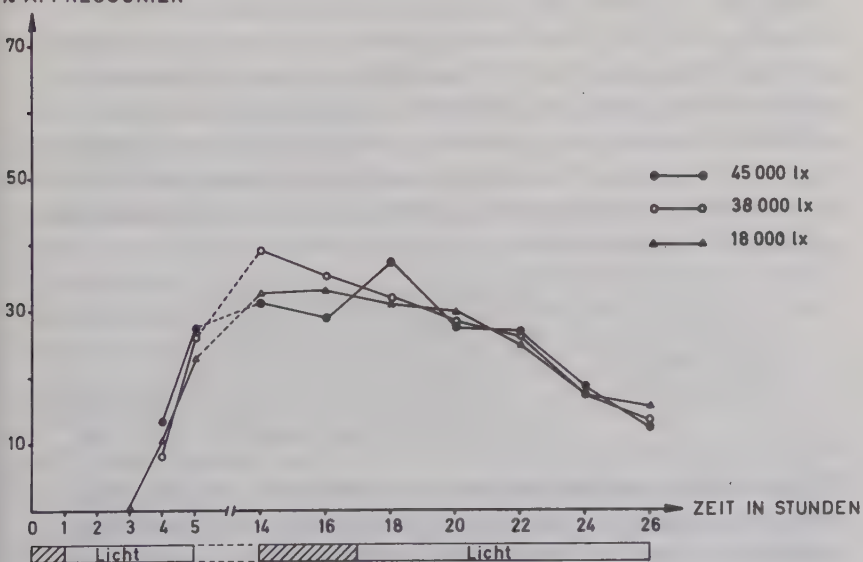
Von der 1. bis zur 5. Stunde keimten unter 18 000 lx 41,5 %, unter 38 000 lx 50 % und unter 45 000 lx 54,5 % der Konidien (Abb. 26). Von der 16. bis zur 26. Stunde kam es unter den drei Beleuchtungsstärken in den Keimungsraten nur noch zu geringen Veränderungen. Die unterschiedlich hohen Keimungsraten bis zur 5. Stunde sind sicherlich durch die verschiedenen starken Beleuchtungsstärken verursacht worden. Aufgrund der höheren Beleuchtungsstärke scheint, wie bereits in 4.1.1.2. beschrieben, die Blattemperatur anzusteigen, was zu einer Keimungsbeschleunigung auf den stärker erwärmten Blättern führt. Nachdem der maximal mögliche Prozentsatz

% KEIMUNG



bb. 26: Keimung der Konidien bei verschiedenen Beleuchtungsstärken, 22 °C und 70 % r. F.

% APPRESSORIEN



bb. 27: Bildung der Appressorien bei verschiedenen Beleuchtungsstärken, 22 °C und 70 % r. F.

an gekeimten Konidien erreicht war (5. Stunde), stagnierte in den nachfolgenden Stunden die Keimung.

Bei 18 000 lx bildete ein geringer Prozentsatz (0,5 %) der Konidien nach 3 Stunden Appressorien. Unter 38 000 lx und 45 000 lx wurden die ersten Appressorien eine Stunde später beobachtet (Abb. 27). Höhere Beleuchtungsstärken scheinen die Bildung der Appressorien zu verzögern (vgl. Versuchsserie II). Von der 14. bis zur 18. Stunde schwankte die Menge an ausgezählten Appressorien.

Danach wurden unter den drei Beleuchtungsstärken gleich viel Appressorien ausgezählt.

4.1.1.6. Einfluß präinokulativer Anzuchtbedingungen

Die relative Luftfeuchte ist eine der Faktoren, die die Keimkraft der Konidien des echten Gerstenmehltaus maßgeblich beeinflussen. Mit Hilfe der WEISS-Klimaschränke konnte die Wirkung dieses Faktors eingehend geprüft werden. Die Bedingungen während der Keimung waren konstant: 22 °C, 18 000 lx, 70 % relative Luftfeuchte, Photoperiode 12 Stunden. Die Temperatur (22 °C) und Photoperiode (12 Stunden) während der Anzucht der Konidien wurden ebenfalls nicht verändert. Lediglich Beleuchtungsstärke und relative Luftfeuchte variierten. In der vorinokulativen Phase waren die Konidien folgenden Kombinationen von relativen Luftfeuchten und Beleuchtungsstärken unterworfen:

- A 18 000 lx - 70 % relative Luftfeuchte
- B 18 000 lx - 90 % relative Luftfeuchte
- C 38 000 lx - 90 % relative Luftfeuchte
- D 38 000 lx - 70 % relative Luftfeuchte 5 Tage lang,
90 % relative Luftfeuchte am 6. Tag

Die Ergebnisse von der Keimung der Konidien sind in Abbildung 28 dargestellt. Unter den Bedingungen von A keimten maximal 54 % der Konidien. Eine Erhöhung der relativen Luft-

feuchte auf 90 % während der Anzucht der Konidien (B) verursachte eine Steigerung der Keimungsrate um 20 %.

Eine Änderung der Beleuchtungsstärke von 18 000 lx auf 38 000 lx verursachte noch einmal einen Keimungszuwachs von 10 % (C). Unter den Bedingungen von C keimten über 80 % der Konidien.

Die Kombination D war gewählt worden, weil geprüft werden sollte, ob eine relative Luftfeuchte von 90 % am letzten Tage vor der Ernte der Konidien ausschlaggebend ist, um eine Keimungsrate von über 80 % zu erreichen. Mit Kombination D wurde jedoch nur eine Keimungsrate von 70 % erzielt. Wahrscheinlich wären über 80 % der Konidien gekeimt, wenn eine relative Luftfeuchte schon am 3. Tage auf Wirt und Erreger bei Beginn der Bildung der Konidienträger eingewirkt hätte.

In einem weiteren Versuch erfolgte die Anzucht der Konidien unter einer Luftfeuchte von 96 %. Die Pflanzen wurden wie in allen anderen Versuchen reichlich mit Wasser versorgt. Die hohe Luftfeuchte führte jedoch dazu, daß sich an den Blattspitzen Guttationstropfen bildeten, die sich, wenn sie eine bestimmte Größe erreicht hatten, von der Blattspitze ablösten und über die Mehltaukolonie rollten. Dadurch wurde ein Teil der Konidienträger zerstört, und viele Konidien klumpten zusammen. Mit den Konidien, die unter diesen Bedingungen herangewachsen waren, wurde nach 5 Stunden nur noch eine Keimungsrate von 63,4 % erzielt. Eine relative Luftfeuchte von 96 % ist unter den Bedingungen des Klimaschranks ungünstig für die Anzucht der Konidien. Im Feld, wo Wirt und Erreger anderen Bedingungen ausgesetzt sind, dürfte eine relative Luftfeuchte von 96 % sich nicht so nachteilig auf die Entwicklung des Erregers auswirken.

In einem anderen Versuch, bei dem die Konidien unter 38 000 lx und 90 % relativer Luftfeuchte heranwuchsen, konnten die Konidien nicht wie üblich nach 6 Tagen geerntet werden, sondern erst am 7. Tag. 5 Stunden nach der Impfung der Ver-

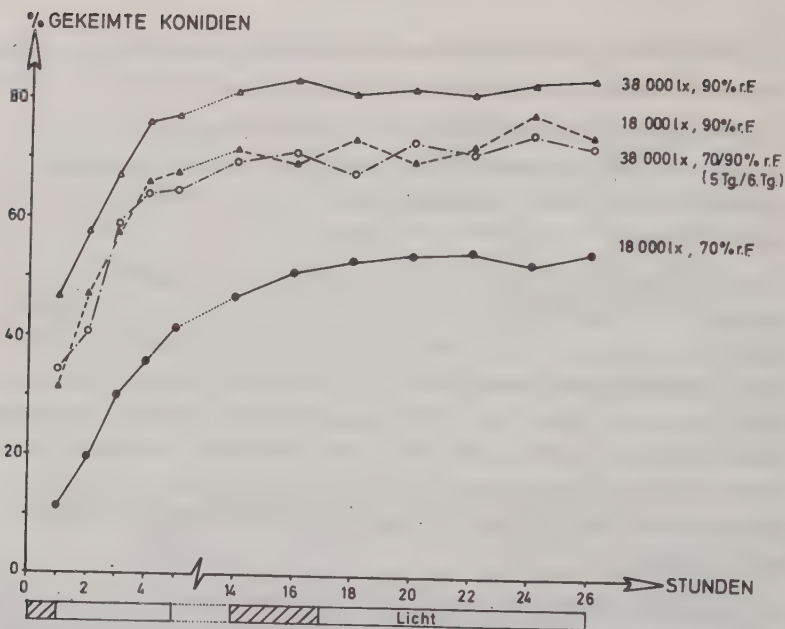


Abb. 28: Einfluß präinokulativer Anzuchtbedingungen auf die Keimung der Konidien bei 22 °C, 18 000 lx, 70 % r.F.

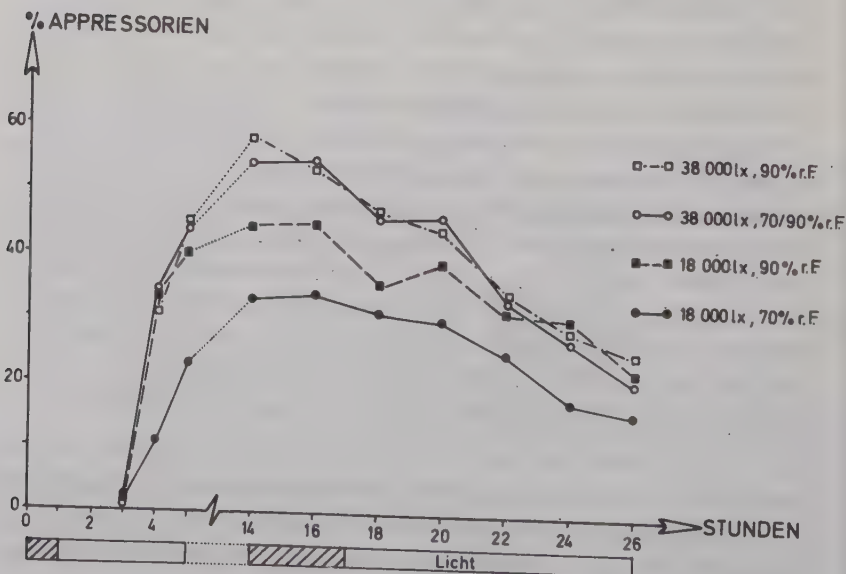


Abb. 29: Einfluß präinokulativer Anzuchtbedingungen auf die Bildung der Appressorien bei 22 °C, 18 000 lx, 70 % r.F.

suchspflanzen mußte der Versuch abgebrochen werden, weil bis zu diesem Zeitpunkt nicht wie in den vorangegangenen Versuchen 80 % der Konidien gekeimt waren, sondern nur 50 - 60 %. Da bis auf die um einen Tag älteren Konidien nichts an den Bedingungen während der Anzucht und der Keimung geändert worden war, kann die Abnahme an gekeimten Konidien um fast 20 % nur durch die Alterung um einen Tag verursacht worden sein.

Unter den Anzuchtbedingungen von A, B, D erschienen die ersten Appressorien nach 3 Stunden (Abb. 29). Allerdings hatten bis zu diesem Zeitpunkt nur 0,5 - 1 % der Konidien Appressorien gebildet. Unter Anzuchtbedingungen von C wurden die ersten Appressorien nach 4 Stunden beobachtet. Wuchsen die Konidien unter 70 % relativer Luftfeuchte und 18 000 lx heran, bildeten nach 16 Stunden nur maximal 34 % der Konidien Appressorien.

Eine Erhöhung der relativen Luftfeuchte auf 90 % (B) steigerte die Zahl an Appressorien nach 16 Stunden um 10,5 %. Ein zusätzliches Ansteigen der Beleuchtungsstärke auf 38 000 lx (C) ließ die Zahl der Appressorien bis zur 14. Stunde auf 57,5 % ansteigen. Bei wechselnder relativer Luftfeuchte 70/90 % (D) und gleichbleibender Beleuchtungsstärke (38 000 lx) erhöhte sich die Zahl der gebildeten Appressorien auf 54 %.

Der Prozentsatz an gekeimten Konidien stieg in den im CHRIST-Lichtthermostaten durchgeführten Versuchen höchstens auf 40 - 50 %; an Appressorien wurden maximal 30 - 40 % ausgezählt. Die Anzucht der Konidien und die Durchführung der Versuche bei 22 °C, 18 000 lx und 70 % relativer Luftfeuchte in WEISS-Klimaschränken bewirkte im Vergleich zu den Versuchen in den CHRIST-Lichtthermostaten noch keine wesentlich höheren Keimungsraten. Erst unter Anzuchtbedingungen von 22 °C, 38 000 lx und 90 % relativer Luftfeuchte stieg die Keimungsrate über 80 % an.

Die relative Luftfeuchte übt demnach einen erheblichen Einfluß auf die Vitalität der Konidien aus, während die Beleuchtungsstärke sekundär über den Wertsstoffwechsel auf die Vitalität der Konidien einzuwirken scheint.

Eine Mehltaukonidie besitzt nur die relativ kurze Lebensdauer von 1 - 2 Tagen (METZGER 1942). Landet sie in dieser Zeit auf einem geeigneten Wirt, hängt es hauptsächlich von ihrer Vitalität ab, ob sie auskeimt und den Wirt infiziert. Die Klimafaktoren, die während ihrer Keimung auf sie einwirken, scheinen nur einen untergeordneten Einfluß auf sie auszuüben.

Zum Schluß sei noch auf die Frage eingegangen, weshalb die in den CHRIST-Lichtthermostaten angezogenen Konidien keine so große Vitalität besitzen. Der ständige Wechsel der relativen Luftfeuchte während der Anzucht der Konidien einerseits und die niedrige Beleuchtungsstärke von 10 000 lx andererseits mindern die Vitalität der Konidien beträchtlich.

4.1.1.7. Einfluß der Konidiendichte

Nachdem die günstigsten Anzuchtbedingungen für den Gerstenmehltau ermittelt worden waren (22 °C, 38 000 lx, 90 % relative Luftfeuchte), konnte in einer anschließenden Versuchsreihe der Einfluß der Konidiendichte auf deren Keimung untersucht werden. 2 cm² große Blattausschnitte wurden mit Dichten von: 53, 62, 91, 100, 154, 276 und 398 Konidien mit Hilfe eines Impfturmes beimpft. Die Versuche wurden nicht wiederholt. Unter Bedingungen von 22 °C, 18 000 lx, 70 % relative Luftfeuchte und einer Photoperiode von 12 Stunden lief die Keimung der Konidien ab.

Abbildung 30 gibt den Verlauf der Keimung von der 1. bis zur 5. Stunde bei unterschiedlichen Konidiendichten wieder. Nach 5 Stunden hatten bei allen Dichten über 80 % der Konidien gekeimt. Eine geringfügige Abweichung ergab sich bei

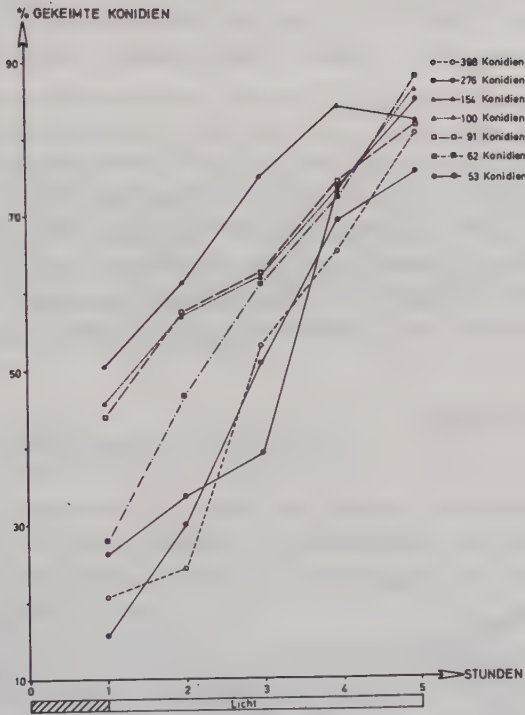


Abb. 30: Einfluß der Konidiendichte auf den Keimungs-
ablauf der Konidien bei 22 °C, 18 000 lx und
70 % r. F.

der Dichte von 276 Konidien; hier hatten nur 76 % der Konidien Keimhyphen gebildet.

Tabelle 1: Keimung der Konidien nach 45 Stunden

	Konidien/2 cm ²						
	53	62	91	100	154	276	398
gekeimte Konidien in %	89,6	81,6	83,6	84,9	86,8	82,6	81,2

Nach 5 Stunden hatte unter optimalen Bedingungen die überwiegende Zahl der Konidien Keimschläuche gebildet. Der Prozentsatz gekeimter Konidien nahm auch in den anschließenden 40 Stunden (Tab. 1) nicht mehr wesentlich zu. Darum können die nach 5 und 45 Stunden gemessenen Keimungsraten in dasselbe Koordinatensystem eingetragen werden (Abb. 31).

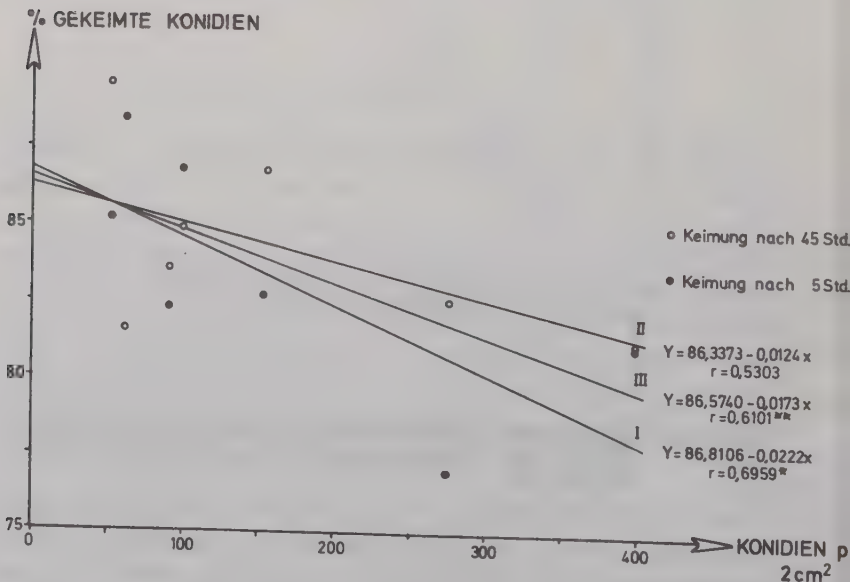


Abb. 31: Einfluß der Konidiendichte auf die Keimung der Konidien bei 22 °C, 18 000 lx und 70 % r. F.

In Abbildung 31 sind die Regressionsgeraden I - III eingezeichnet. Die Gerade I wurde aus den Keimungswerten nach 5 Stunden, II aus den nach 45 Stunden und III für alle Keimungswerte zusammen berechnet. Der Korrelationskoeffizient zur Regressionsgeraden I, $r = 0,6959$, ist einfach gesichert. Der Korrelationskoeffizient, $r = 0,5303$, der Geraden II ließ sich nicht absichern. Für die Regressionsgerade III ist der Korrelationskoeffizient, $r = 0,6101$, durch die größere Werteschar doppelt gesichert.

Alle Regressionsgeraden zeigen den gleichen Trend. Mit zunehmender Konidiendichte nimmt die Zahl gekeimter Konidien ab, ein Ergebnis, das zu erwarten war. Die Keimungsrate sinkt von der geringsten bis zur höchsten Konidiendichte jedoch nur um 5 %. Daraus kann geschlossen werden, daß deutliche synergistische oder antagonistische Wirkungen bei der verwendeten Konidiendichte unter den gegebenen klimatischen Bedingungen nicht auftreten.

4.1.2. Entwicklung der Haustorien

In zwei Versuchen, in denen der Erreger den Wirt nicht infiziert hatte, wurde eingehender überprüft, ob die Infektionshyphe in die Epidermiszelle eingedrungen war und ein Haustorium gebildet hatte.

Unter 30 °C, 4 500 lx und 10 000 lx entwickelten sich keine sekundären Hyphen. Immerhin hatten unter 4 500 lx noch über 20 % der Konidien Appressorien gebildet, unter 10 000 lx waren es sogar über 30 %. Bei einer konstanten Temperatur von 30 °C bleibt die Infektion offenbar zwischen dem Stadium der Appressorienbildung und dem der sekundären Hyphenbildung stecken. Zwischen diesen beiden Entwicklungsstadien entwickeln sich die Haustorien.

Um Gewissheit darüber zu erhalten, ob bei 30 °C noch Haustorien entstehen, wurden die Gerstenblätter nach einer Methode von WHITE und BAKER (1954) mit Lactophenol und Baumwollblau

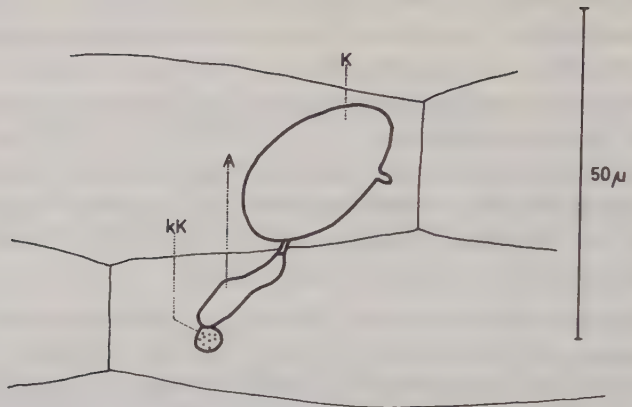


Abb. 32: Durch den Wirt gehemmte Infektion bei 30 °C, 10 000 lx und 40 - 96 % r. F., K = Konidie, A = Appressorium, kK = kugelförmiger Körper in der Pflanzenzelle

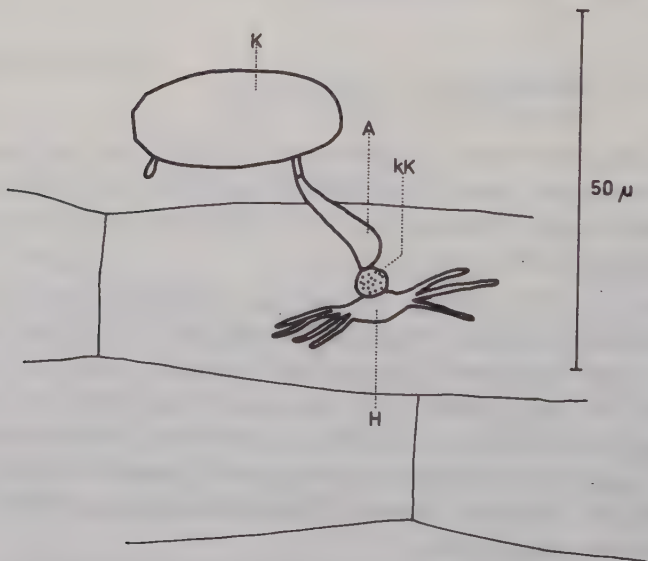


Abb. 33: Erfolgreiche Infektion bei 30 °C, 10 000 lx und 40 - 96 % r. F., K = Konidie, A = Appressorium, kK = kugelförmiger Körper in der Pflanzenzelle, H = Haustorium

angefärbt und mikroskopisch untersucht. Es stellte sich heraus, daß die überwiegende Zahl der Appressorien Infektionshyphen hervorgebracht hatte. An den Infektionshyphen waren in den Wirtszellen kugelförmige Körper entstanden (Abb. 32), die anfänglich als junge Haustorien angesehen wurden. In einigen Ausnahmen war dieser Körper von der Infektionshyphe durchstoßen worden, und erst an der weitergewachsenen Infektionshyphe hatte sich ein Haustorium mit fingerförmigen Anhängseln entwickelt (Abb. 33). Aufgrund dieser Beobachtung kann geschlossen werden, daß die kugelförmigen Körper Gebilde des Wirtes sind, die als Gegenreaktion auf das Eindringen der Infektionshyphe entstanden. Bei 30 °C/24 °C (Tag/Nacht) wurde unter den Appressorien kein einziges Mal einer dieser Körper beobachtet. Die Haustorien hatten sich hier unmittelbar aus den Infektionshyphen entwickelt.

Eine konstante Temperatur von 30 °C hemmt vermutlich den Stoffwechsel des Erregers so stark, daß dem Wirt genügend Zeit bleibt, die Infektion erfolgreich abzuwehren. Alle unter 30 °C beimpften Pflanzen blieben auch nach 10 Tagen befallsfrei.

4.1.3. Bildung sekundärer Hyphen und Haften der Infektion

Mikroskopische Untersuchungen ergaben, daß erst 10 Stunden nach der Impfung die ersten jungen Haustorien gebildet werden. Es dauert dann aber meist noch 4 - 6 Stunden, ehe die ersten sekundären Hyphen seitlich an den Appressorien auswachsen. Anfänglich gleichen die sekundären Hyphen kleinen knospenähnlichen Vorsprüngen, die in den folgenden Stunden weiter wachsen und nach 26 Stunden eine Länge von 30 - 50 μm erreichen können.

In einer ersten Versuchsreihe wurde die Bildung der sekundären Hyphen in Abhängigkeit von der Temperatur untersucht (Abb. 34). Die ersten sekundären Hyphen konnten bei 14 °C

bis 26 °C nach 16 Stunden beobachtet werden, bei 10 °C verzögerte sich dieser Zeitpunkt um weitere 4 Stunden. Bei 30 °C entstanden keine sekundären Hyphen mehr. Die meisten sekundären Hyphen (47,7 %) bildeten sich nach 26 Stunden bei der Temperatur von 22 °C. Die Infektion haftete am schnellsten nach 24 Stunden bei 26 °C; bei 18 °C und 22 °C nach 26 Stunden und bei 14 °C und 10 °C nach 32 bzw. 36 Stunden.

Nach GÄUMANN (1951) haftet eine Infektion dann, wenn eine Änderung der Umweltbedingungen oder eine Desinfektionsmaßnahme die Infektion nicht mehr unterbrechen kann. Diese Definition ist allgemein gehalten und ohne quantitativen Bezug. Wir definieren daher, "das Haften der Infektion" als den Zeitpunkt, an dem 50 % der gekeimten Konidien sekundäre Hyphen gebildet haben.

Als "Infektionszeit" bezeichnen wir demnach die Zeitspanne, die vom Zeitpunkt der Inokulation bis zum Haften der Infektion verstreicht. Sobald der echte Mehltau der Gerste sekundäre Hyphen gebildet hat, beginnen sich die fingerförmigen Ausstülpungen am primären Haustorium zu entwickeln. Das primäre Haustorium liegt von der Epidermis geschützt in der Pflanzenzelle und kann ohne eine Beeinträchtigung des Wirtes nicht mehr abgetötet werden.

Bei unveränderten Temperaturen, aber einer erhöhten Beleuchtungsstärke von 10 000 lx (Abb. 35) erschienen die ersten sekundären Hyphen unter 22 °C schon nach 14 Stunden, bei 14 °C, 18 °C und 26 °C nach 16 Stunden und unter 10 °C erst nach 24 Stunden. Die höhere Beleuchtungsstärke von 10 000 lx scheint nicht nur, wie schon in Abschnitt 4.1.1.2. erläutert wurde, die Bildung der Appressorien zu beeinträchtigen, sondern auch die Entwicklung der sekundären Hyphen. Nach 26 Stunden waren unter 18 °C und 22 °C gleich viel sekundäre Hyphen entstanden (30,5 %), unter 26 °C waren es 5 % weniger. Bei 14 °C hatten nach 30 Stunden 20 % der Konidien sekundäre Hyphen gebildet, unter 10 °C waren es nach 36 Stunden nur noch 17 %.

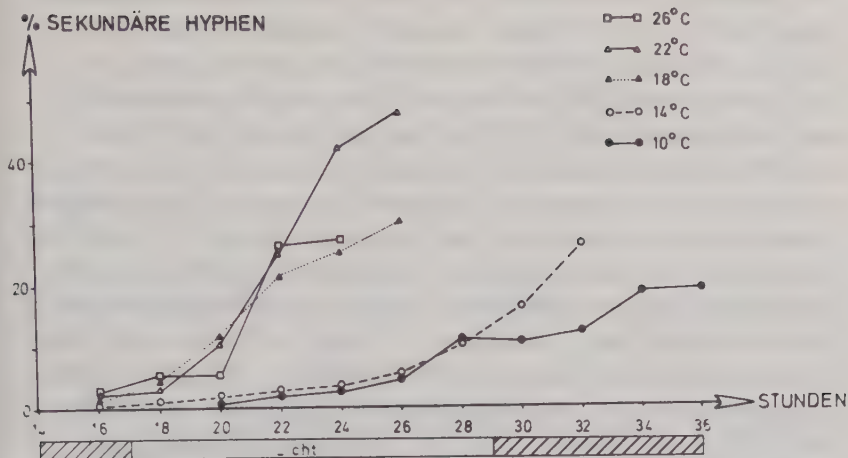


Abb. 34: Einfluß der Temperatur auf die Bildung sekundärer Hyphen bei 4 500 lx und 60 - 90 % r. F.

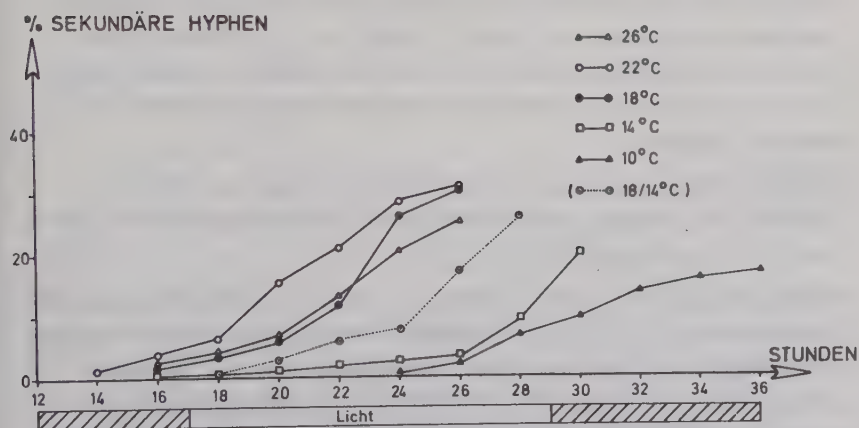


Abb. 35: Einfluß der Temperatur auf die Bildung sekundärer Hyphen bei 10 000 lx und 40 - 96 % r. F.

Die Infektion haftete unter 18°C - 26°C nach 26 Stunden, unter 10°C und 14°C nach 36 und 30 Stunden. Vergleicht man die Ergebnisse beider Versuche (Abb. 34 und 35), so fällt auf, daß besonders bei 22°C und 4 500 lx wesentlich mehr sekundäre Hyphen gebildet wurden als bei 22°C und 10 000 lx. Dieser Unterschied beruht nicht auf der veränderten Beleuchtungsstärke, sondern liegt an der unterschiedlichen Vitalität der Konidien. Beginnend von 10°C wurde die Temperatur je Versuch um 4°C bis zu 30°C erhöht. Das für die Entwicklung der sekundären Hyphen entscheidende Temperaturintervall liegt zwischen 14°C und 18°C , es wird durch Beleuchtungsstärke bis zu 10 000 lx nicht verändert. Sowohl in Abbildung 34 als auch in Abbildung 35 liegen die Kurven von 10°C - 14°C und 18°C - 26°C klar voneinander getrennt.

Der "Wendepunkt" für die Entwicklung der sekundären Hyphen liegt vermutlich bei 16°C . Überschreitet die Temperatur diesen Punkt, wird die Bildung der sekundären Hyphen beschleunigt. Bei Temperaturen unter 16°C verlangsamt sich die Bildung der sekundären Hyphen. Diese Annahme wird gestützt durch Ergebnisse eines Versuches mit einer Temperaturkombination von $18^{\circ}\text{C}/14^{\circ}\text{C}$ (Abb. 36). Die Übertragung der Werte aus Abbildung 26 in die Abbildung 25 ergibt eine Kurve, die die Lücke zwischen dem Temperaturintervall 14°C und 18°C füllt.

Temperaturkombinationen von $22^{\circ}\text{C}/18^{\circ}\text{C}$ und $30^{\circ}\text{C}/24^{\circ}\text{C}$ führten zu gleichen Prozentsätzen an sekundären Hyphen (29 % bzw. 30,9 %, Abb. 36).

Überraschend viel sekundäre Hyphen (42 %) wurden bis zur 26. Stunde unter $26^{\circ}\text{C}/22^{\circ}\text{C}$ gebildet. Die an sich für den Mehltau ziemlich ungünstige Tagestemperatur von 26°C wurde durch die Nachttemperatur von 22°C gut kompensiert. Bei einer konstanten Temperatur von 30°C entstanden keine sekundären Hyphen mehr. Wird jedoch die Temperatur nachts um 6°C gesenkt, bilden bis zur 26. Stunde 30 % der Konidien sekundäre Hyphen. Der Versuch mit $30^{\circ}\text{C}/24^{\circ}\text{C}$ beweist, daß

% SEKUNDÄRE HYPHEN

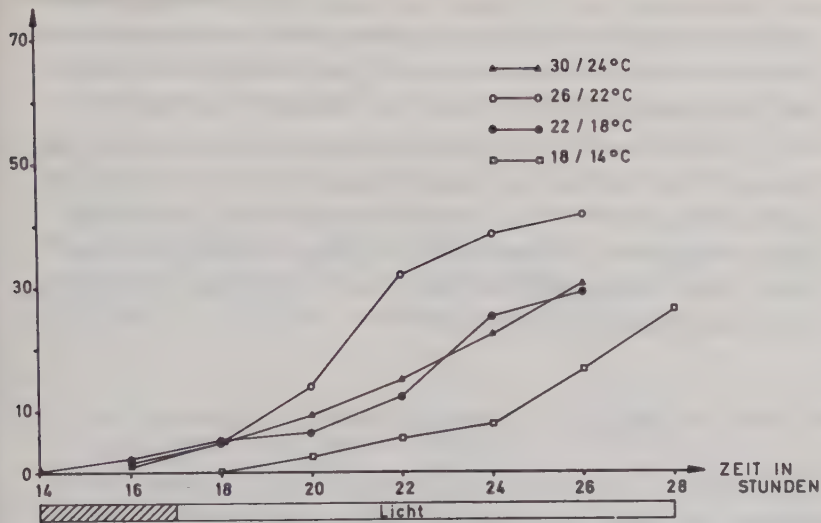


Abb. 36: Bildung sekundärer Hyphen bei wechselnden Tag- und Nachttemperaturen, 4 500 lx und 65 - 96 % r. F.

% SEKUNDÄRE HYPHEN

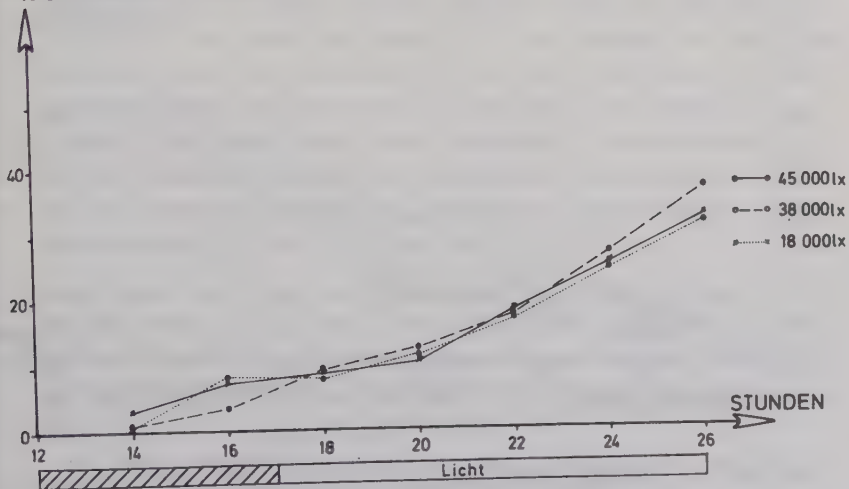


Abb. 37: Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Bildung sekundärer Hyphen bei 22 °C und 70 % r. F.

der echte Mehltau der Gerste sehr gut hohe Temperaturen überstehen kann, wenn die Nachttemperatur um einige Grad Celsius sinkt. Deswegen kann sich der Mehltau im Feld auch bei Tagestemperaturen von über 30 °C weiter entwickeln.

Eine Erhöhung der Beleuchtungsstärke auf 18 000 lx, 38 000 lx und 45 000 lx hat bei einer Temperatur von 22 °C keinen wesentlichen Einfluß auf die Entwicklung der sekundären Hyphen (Abb. 37). Die sekundären Hyphen erschienen unter allen drei Beleuchtungsstärken nach 14 Stunden; die Infektion haftete nach 26 Stunden.

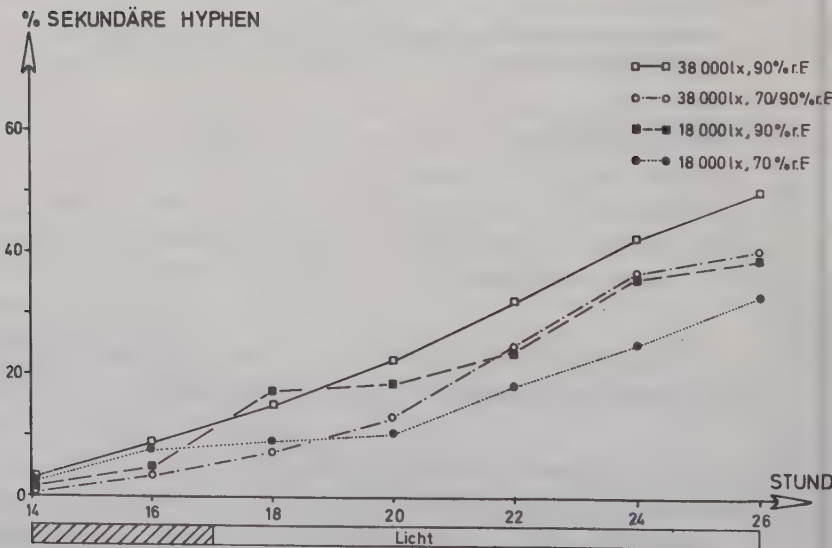


Abb. 38: Einfluß präinokulativer Anzuchtbedingungen auf die Bildung sekundärer Hyphen bei 22 °C, 18 000 lx und 70 % r. F.

Die Anzucht der Konidien war bei 22 °C, 18 000 lx und 70 % relativer Luftfeuchte erfolgt. Wird die Beleuchtungsstärke während der Anzucht der Konidien von 18 000 lx auf 38 000 lx erhöht und die relative Luftfeuchte von 70 % auf 90 % gesteigert, nimmt die Rate der sekundären Hyphen von 32,5 % auf 49 % zu (Abb. 38). Konidien, die 5 Tage lang bei 38 000 lx und 70 % relativer Luftfeuchte heranwachsen, und am 6. Tag einer relativen Luftfeuchte von 90 % ausgesetzt sind, entwickeln 10 % weniger sekundäre Hyphen (40 %). Die Infektion haftete in allen Versuchen nach 36 Stunden.

4.1.4. Ursachen und Zusammenhänge bei Keimung und Infektion

In den vorangegangenen Abschnitten wurde der Einfluß verschiedener Klimafaktoren auf Keimung und Infektion ausführlich beschrieben. Im folgenden sollen einige aufgetretene Regelmäßigkeiten und gewisse Zusammenhänge erörtert werden.

Keimung der Konidien, Bildung der Appressorien und der sekundären Hyphen laufen bei dem echten Mehltau der Gerste innerhalb bestimmter Zeiträume ab. Die Keimung der Konidien vollzieht sich zwischen der 1. bis zur 6. Stunde, die Bildung der Appressorien von der 3. bis zur 16. Stunde. Die Bildung der sekundären Hyphen geschieht innerhalb der 14. und 26. Stunde. Nach einer Zeitspanne von 26 Stunden ist die sekundäre Hyphenbildung weitgehend abgeschlossen. Die Infektion haftet.

Wenn eine durch die Impfung auf die Blattoberfläche aufgebrachte Konidie bis zur 6. Stunde keinen Keimschlauch gebildet hat, ist die Wahrscheinlichkeit sehr gering, daß sie in den darauffolgenden Stunden auskeimt, ein Appressorium hervorbringt und ihren Wirt infiziert.

In den Tabellen 2 und 3 sind die zum Zeitpunkt 0 (Impfung) auf die Blätter aufgebrachten Konidien zahlenmäßig erfaßt. Außerdem ist in den darunterliegenden Spalten angegeben, wie viele der Konidien gekeimt sind und Appressorien und sekundäre Hyphen gebildet haben.

Tabelle 2: Zahl der gekeimten Konidien, Appressorien und sekundäre Hyphen bei verschiedenen Temperaturen (4 500 lx, 60 - 96 % relative Luftfeuchte)

Temperatur in °C	10	14	18	22	26	30
Konidien/ 1,4 cm ²	53	122	180	175	167	264
gekeimte Konidien nach 6 bis 14 Stunden	23 (43,4 %)*	50 (41,2 %)	86 (45,9 %)	142 (81,3 %)	103 (61,4 %)	117 (44,3 %)
Konidien mit Appressorien nach 10 bis 20 Stunden	17 (31,8 %)	32 (26 %)	58 (32,3 %)	78 (44,7 %)	86 (51,6 %)	92 (35 %)
Konidien mit sekundären Hyphen nach 16 bis 36 Stunden	10 (18,9 %)	36 (26,5 %)	55 (30,4 %)	83 (47,7 %)	45 (27 %)	---

*) die Prozentsätze beziehen sich auf die verimpfte Konidienzahl (Ausgangsmenge)
Anzucht der Konidien bei 20 °C, 10 000 lx und 60 - 96 % relative Luftfeuchte

Tabelle 3: Zahl gekeimter Konidien, Appressorien und sekundäre Hyphen bei 22 °C

Anzuchtbe- dingungen: relative Luft- feuchte in %	Beleuchtungs- stärke in lx		
	18 000	18 000	38 000
	70	90	90
Konidien/1,4 cm ²	105	97	100
Gekeimte Konidien nach 6 Stunden	57 (54,5 %)*	75 (77,6 %)	84 (83,8 %)
Konidien mit Appressorien nach 10 - 16 Stunden	35 (33,3 %)	43 (44,6 %)	58 (57,9 %)
Konidien mit sekundären Hyphen nach 14 - 26 Stunden	34 (32,9 %)	39 (38,9 %)	49 (49,3 %)

*) die Prozentsätze beziehen sich auf die verimpfte Konidienzahl

41,2 - 83,8 % der verimpften Konidien keimen aus. Verglichen mit der Ausgangsmenge bilden 26 % - 57,9 % der Konidien Appressorien. 18,9 % - 49,3 % der verimpften Konidien entwickeln sekundäre Hyphen. Mit fortschreitender Alterung gelingt es immer weniger Konidien, die Keimungsstadien bis zur sekundären Hyphenbildung erfolgreich zu durchlaufen.

Der Alterungsprozeß einer Konidie läßt sich am besten verstehen, wenn man ihren Weg von der Ablösung bis zum Landen verfolgt. Lösen Wind oder Regen die reife Konidie, die von der Konidienmutterzelle mit Wasser und Nährstoffen versorgt wird, von der Spitze der Konidienkette ab, ist die Vitalität der Konidie durch den mitgegebenen Nährstoffvorrat bestimmt. Solange die Konidie nicht auskeimt, ist der Stoffwechsel auf ein Minimum beschränkt. Nur ein geringer Teil der Nährstoffe dient zur Aufrechterhaltung ihres Lebens. Während dieser Zeit haben die Umweltbedingungen einen starken Einfluß auf die Lebensdauer der Konidien. Je höher die Temperatur, desto höher die Atmung; je niedriger die relative Luftfeuchte, umso größer der Verlust an Wasser. Derartige Bedingungen können über einen längeren Zeitraum zur Erschöpfung der Nährstoffe führen.

Beim Landen der Konidie auf den Wirt entscheidet der verbleibende Gehalt an Nährstoffen und Wasser, ob die Konidie auskeimen kann.

In den Versuchen wurden die Konidien unmittelbar nach dem Einsammeln von den Kulturpflanzen verimpft. Die Zeit vom Ablösen der Konidien bis zur Impfung betrug maximal eine halbe Stunde. In diesem Zeitraum waren die Konidien der Zimmertemperatur ausgesetzt. Der Einfluß der Zeit und die Wirkung des Laborklimas können also als gering veranschlagt werden. Als wesentliche Einflußgrößen bleiben die Vitalität der Konidien und die Klimafaktoren während der Keimung und Infektion. Werden die Bedingungen während der Keimung konstant gehalten und nur die Anzuchtbedingungen (so Tab. 3) variiert, kann die wechselnde Zahl an gekeimten Konidien mit Appressorien und sekundären Hyphen nur auf die geänderten Anzuchtbedin-

gungen zurückgeführt werden. Ein hoher Prozentsatz an sekundären Hyphen (bis 50 %) läßt auf eine hohe Vitalität der Konidien schließen, die wiederum Folge günstiger Anzuchtbedingungen ist.

Die Ergebnisse in Tabelle 2 und 3 lassen den Schluß zu, daß die Konidien des Gerstenmehltaues sich nur innerhalb einer bestimmten Vitalitätszeit weiter verbreiten können.

Die Vitalitätszeit (SCHRÖDTER 1960) ist die Zeitspanne, in der ein Erreger überlebt, erfolgreich seinen Wirt infiziert und damit die weitere Verbreitung sichert.

Die Vitalitätszeit der Konidien des Gerstenmehltaues wird im wesentlichen durch folgende Faktoren begrenzt:

1. Die durch die bei der Sporulation herrschenden Bedingungen konditionierte Keimkraft (Vitalität) der Konidien
2. Dauer der Zeit vom Ablösen bis zum Landen auf dem Wirt, oder, allgemeiner, einem infizierbaren Gewebe
3. Wirkung der Klimafaktoren während des Transportes

Beim Gerstenmehltau bestimmen im Labor hauptsächlich die ersten beiden Faktoren die Vitalitätszeit. Bei der Verbreitung im Feld treten jedoch andere Wirkungszusammenhänge auf; in folgenden Simplexen sind mögliche Konstellationen dargestellt*:

Vitalität gering	- Verweildauer vom Ablösen bis zum Landen kurz	- Infektion möglich
Vitalität gering	- lange Verweildauer	- keine Infektion
Vitalität groß	- kurze Verweildauer	- Infektion sehr wahrscheinlich
Vitalität groß	- längere Verweildauer	- Infektion möglich
Vitalität groß	- sehr lange Verweildauer	- keine Infektion

*) Eine verträgliche Wirt-Erreger-Kombination vorausgesetzt

In den Grenzsituationen (Infektion möglich) werden die Umweltbedingungen, die während Keimung und Infektion auf Wirt und Erreger wirken, den Ausschlag geben, ob es noch zu einer Infektion kommt.

4.2. Erste Läsionen und Inkubationszeit

Pilze als Erreger von Pflanzenkrankheiten können auf verschiedene Weise Läsionen auf den Wirtsblättern erzeugen. Perthophyten z.B. Botrytis cinerea, Phytophthora infestans und Pythium debaryanum verursachen Läsionen, indem sie das Wirtsgewebe toxisch abtöten, in gesundes lebendes Gewebe vermögen sie nicht einzudringen (MÜLLER 1968). Die abgetöteten Pflanzenzellen werden zur Nährstoffquelle.

Im Gegensatz zu den Perthophyten sind die Mehltaupilze als obligate Parasiten auf den Stoffwechsel der lebenden Pflanzenzelle angewiesen. Hat Erysiphe graminis den Wirt mit der Infektionshyphe infiziert und ein funktionstüchtiges Haustorium gebildet, ist der Anschluß an den Wirtsstoffwechsel gefunden; der Erreger nimmt an der Nährstoffversorgung der Pflanzenzelle teil. Makroskopisch zeigt die Pflanze in diesem Stadium noch keine Anzeichen einer Erkrankung. Erst durch das Erscheinen der Läsionen 2 Tage nach der Infektion wird der Befall auch für das Auge sichtbar. Mit fortschreitender Entwicklung des Erregers sterben in unmittelbarer Nähe der Infektionsstelle Wirtszellen ab. Der Tod dieser Zellen wird jedoch nicht wie bei den Perthophyten durch Toxine hervorgerufen, sondern, wie im folgenden noch zu erläutern sein wird, durch eine Erschöpfung der Nährstoffvorräte.

Es mag vielleicht verwirren, warum das Erscheinen der ersten Läsionen und die Inkubationszeit nebeneinander bestimmt wurden. Wie jedoch aus Abbildung 39 klar hervorgeht, verteilen sich die Läsionen über die Zeit; eine mittlere Inkubationszeit, die nach dem Maximum der Häufigkeit (= Hauptmasse der Läsionen pro Zeiteinheit) festgelegt wird (MOGK 1973), re-

präsentiert den Zeitraum vom Erscheinen der ersten bis zur letzten Läsion besser als der Zeitpunkt des Erscheinens der ersten Läsionen.

4.2.1. Erscheinen der ersten Läsionen

Die Schnelligkeit der Stoffwechselvorgänge in den Wirt- und Erregerzellen wird neben den Biokatalysatoren maßgeblich von der Temperatur beeinflusst. Bei optimalen Temperaturen für den Erreger schreitet deshalb die Infektion schneller voran. Sinkt die Temperatur unter das Temperaturoptimum (18°C bis 22°C), verlängert sich die Zeitspanne bis zum Erscheinen der ersten Läsionen (Tab. 4). Steigt die Temperatur über 22°C an bis zu dem Maximum zwischen 26°C und 30°C , nimmt die Zeitspanne bis zum Erscheinen der ersten Läsionen wieder zu.

Tabelle 4: Erscheinen der Läsionen in Abhängigkeit von der Temperatur und der Beleuchtungsstärke in Stunden

Beleuchtungs- stärke in lx	Temperatur in $^{\circ}\text{C}$					
	10	14	18	22	26	30
4 500	108	78	54	54	66	-
10 000	144	78	60	60	66	-

Auch bei variierenden Tag- und Nachttemperaturen erschienen die Läsionen erstmalig nach 54 Stunden bei den Temperaturkombinationen $22^{\circ}\text{C}/18^{\circ}\text{C}$ und $26^{\circ}\text{C}/22^{\circ}\text{C}$ (Tab. 5).

Bei $22^{\circ}\text{C}/18^{\circ}\text{C}$ und 4 500 lx erschienen unter einer 9 stündigen Photoperiode die ersten Läsionen nach 54 Stunden, unter einer 6 und 18 stündigen Photoperiode nach 60 Stunden und unter einer 15 stündigen Photoperiode nach 66 Stunden.

Der Zeitraum von 54 Stunden ist in keinem Versuch unterschritten worden. Es scheint sich hier um einen Grenzwert zu handeln

der anzeigt, wie schnell die Infektion des Wirtes durch den Erreger überhaupt zu Läsionen führen kann.

Tabelle 5: Erscheinen der ersten Läsionen in Abhängigkeit von den Temperaturen bei 4 500 lx in Stunden

	Temperatur in °C			
	18/14	22/18	26/22	30/24
Zeit in Std.	72	54	54	66

Unter dem Einfluß unterschiedlich hoher Konidiendichten entwickelten sich die ersten Läsionen bei 22 °C, 18 000 lx und 53 - 154 Konidien pro 2 cm² nach 66 Stunden, bei 276 - 398 Konidien nach 60 Stunden. Vermutlich wird die Zeit bis zum Erscheinen der ersten Läsionen durch eine höhere Konidiendichte verkürzt. Eine ähnliche Erscheinung konnte für den Zeitpunkt des Sporulationsbeginns festgestellt werden. In dem Abschnitt "Einfluß der Konidiendichte auf die Sporulation" wird hierauf näher eingegangen.

Einen wesentlich stärkeren Einfluß als die Konidiendichte auf das Erscheinen der ersten Läsionen hat die Beleuchtungsstärke.

Tabelle 6: Erscheinen der Läsionen in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke in Stunden

	Beleuchtungsstärke in lx		
	4 500	10 000	38 000
Zeit in Std.	54	60	66

Mit zunehmender Beleuchtungsstärke verlängerte sich die Zeit bis zum Erscheinen der Läsionen (Tab. 6). Die Ursache für das verspätete Erscheinen der ersten Läsionen unter den höheren Beleuchtungsstärken kann sehr wahrscheinlich auf die gesteigerte Photosynthese der Wirtspflanzen zurückgeführt werden. Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse läßt sich fol-

gender Zusammenhang vermuten: Der Erreger bildet in den Epidermiszellen eine Vielzahl von Haustorien; HIRATA (1967) konnte maximal bis 200 Haustorien pro Epidermiszelle zählen. Durch die Verbindung der Pflanzenzellen untereinander mit Plasmodesmen können Nährstoffe ausgetauscht werden. Der starke Nährstoffentzug durch die Haustorien in den Epidermiszellen verursacht sehr wahrscheinlich ein Nährstoffgefälle, das von den photosynthetisch aktiven Blattparenchymzellen zu den infizierten Epidermiszellen gerichtet ist. Mit zunehmender Ausbeutung der Epidermiszellen verstärkt sich der "Sog" zu den Parenchymzellen, was schließlich zum Abbau der Chloroplasten und zum Absterben der Zellen führt.

Eine Beleuchtungsstärke von 4 500 lx scheint viel zu niedrig für eine ausreichende Photosynthese zu sein, zumal die HQL-Lampe hauptsächlich grünes und gelbes Licht ausstrahlt, das von den Pflanzen nicht oder nur minimal genutzt werden kann.

4.2.2. Inkubationszeit

GÄUMANN (1951) weist darauf hin, daß bei einer Reihe von Infektionskrankheiten, insbesondere bei Mykosen, die Läsionen nicht zu einem ganz bestimmten Zeitpunkt hervortreten, sondern über einen gewissen Zeitraum streuen. Bei der Infektion der Gerste mit Erysiphe graminis erscheinen die ersten Läsionen bei 22 °C und 4 500 lx nach 54 Stunden, die letzten nach 84 Stunden; im Labor als Folge unterschiedlich schnell keimender Konidien. Bei der Bildung sekundärer Hyphen kann sich der Vorsprung einiger Konidien schon auf mehrere Stunden ausgedehnt haben, so daß schließlich zwischen dem Erscheinen der ersten und der letzten Läsionen ein Zeitraum von mehr als einem Tag vergeht.

Bei dem echten Mehltau der Gerste entstehen zunächst vereinzelt Läsionen als kleine weiße Pünktchen auf der Blattunterseite. In den darauffolgenden Stunden steigt die Zahl der Läsionen bis zu einem Maximum an (Abb. 39). Die ersten Läsionen nehmen inzwischen an Größe zu und färben sich leicht

gelb. Nach Überschreiten des Maximums nimmt die Zahl der neu hinzukommenden Läsionen von Zeitintervall zu Zeitintervall ab. Abbildung 39 veranschaulicht diesen Ablauf am Beispiel von 5 Pflanzen. Bei diesen Pflanzen erscheint die Masse der Läsionen nach 66 Stunden. Mit dem Erscheinen der Hauptmasse an Läsionen gilt die Inkubationszeit als abgeschlossen. Nach diesem Kriterium "Menge der Läsionen pro Zeiteinheit" wurde in allen Versuchen das Ende der Inkubationszeit bestimmt.

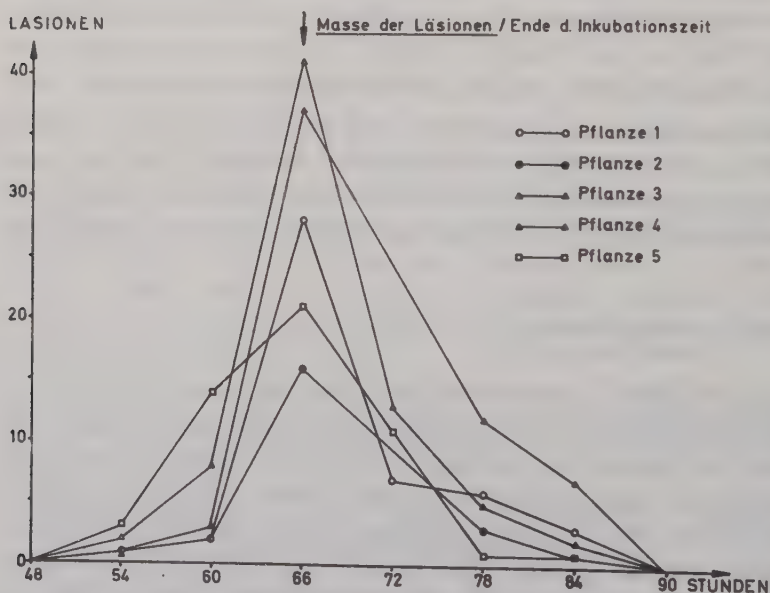


Abb. 39: Bildung der Läsionen bei 22 °C, 4 500 lx und 60 - 96 % r. F.

Die Wirkung der Temperatur auf die Inkubationszeit bei Beleuchtungsstärken von 4 500 lx und 10 000 lx wurde als erstes untersucht. In Abbildung 40 sind die bei Temperaturen von 10 °C, 14 °C, 18 °C, 22 °C und 26 °C ermittelten Inkubationszeiten wiedergegeben. Bei 22 °C wurde mit einer Beleuchtungsstärke von 4 500 lx die kürzeste Inkubationszeit

(66,4 Stunden) erreicht. Unter 10 000 lx wurden durchweg längere Inkubationszeiten ermittelt. Signifikante Unterschiede (5 %) zwischen den Inkubationszeiten bei 4 500 lx und 10 000 lx ergaben sich nur bei den Temperaturen von 10 °C und 22 °C, bei den übrigen Temperaturen überlappen sich die Standardabweichungen so stark, daß eine Sicherung nicht möglich ist. Die Kurven der Inkubationszeiten bei 4 500 lx und 10 000 lx haben einen ähnlichen Verlauf. Eine Ausnahme bildet die Inkubationszeit bei 22 °C und 10 000 lx. Hier beträgt der Unterschied zwischen den Inkubationszeiten 15,1 Stunden, bei 14 °C, 18 °C und 26 °C nur 3 - 6 Stunden. Eine Überprüfung der Inkubationszeiten aus den Einzelversuchen bei 22 °C und 10 000 lx zeigte, daß die beiden Inkubationszeiten von 82,9 Stunden und 81,0 Stunden dem in der Zeichnung verwendeten Mittelwert von 81,5 Stunden sehr nahe kommen. Die Diskrepanz der Inkubationszeiten bei 22 °C kann also nicht auf einen Versuchsfehler zurückgeführt werden. Unter 10 000 lx unterscheiden sich die Inkubationszeiten bei 18 °C und 22 °C nur um 1 Stunde. Das Optimum bei 10 000 lx muß demnach zwischen 18 °C und 22 °C liegen, während unter 4 500 lx das Optimum eindeutig bei 22 °C liegt.

Um die Inkubationszeiten bei konstanten Temperaturen mit denen bei variierenden Temperaturen vergleichen zu können, ist in Abbildung 40 außerdem die Kurve der Inkubationszeiten in Abhängigkeit wechselnder Temperaturen eingetragen. Die Beleuchtungsstärke betrug in dieser Untersuchung 4 500 lx. Überraschenderweise liegt das Optimum unter den wechselnden Temperaturen nicht bei 22 °C/18 °C, sondern bei 26 °C/22 °C. Wahrscheinlich wird die Bildung der Läsionen durch die relativ hohe Tagestemperatur von 26 °C beschleunigt, die Nachttemperatur von 22 °C scheint der Entwicklung des Erregers zugute zu kommen. Oberhalb von 22 °C wurde mit der Temperaturkombination 30 °C/24 °C die längste Inkubationszeit (96,6 Stunden) gemessen.

Der Vergleich der Inkubationszeiten unter 4 500 lx und 10 000 lx (Abb. 40) macht deutlich, daß neben der Tempera-

tur die Beleuchtungsstärke einen Einfluß auf die Inkubationszeit ausübt. Der besseren Übersicht wegen sind in Tabelle 7 die Inkubationszeiten unter verschiedenen Beleuchtungsstärken bei konstanter Temperatur von 22 °C zusammengetragen worden.

Tabelle 7: Inkubationszeit in Stunden in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke

	Beleuchtungsstärke in lx				
	4 500	10 000	18 000	38 000	45 000
Inkubationszeit	66,4 $\pm$ 1,7	81,5 $\pm$ 6,3	79,5 $\pm$ 4,5	84,9 $\pm$ 3,3	86,8 $\pm$ 4,5

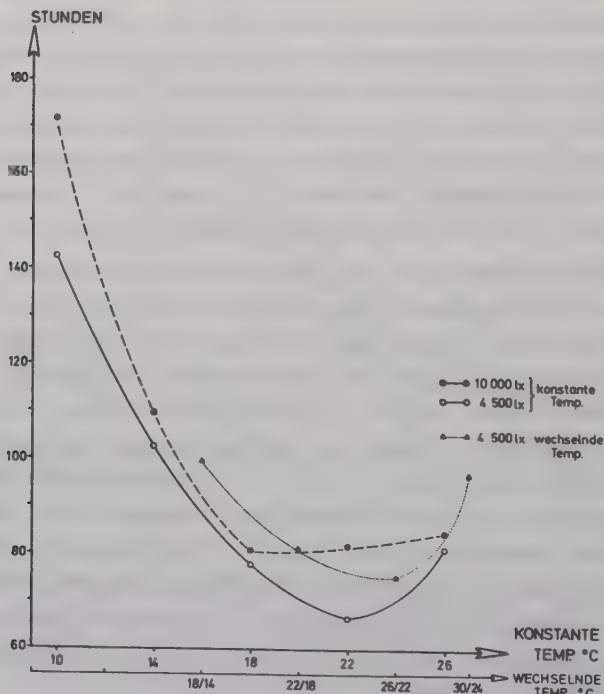


Abb. 40: Inkubationszeit in Abhängigkeit der Temperatur bei 4 500 lx (60 - 90 % r. F.) und 10 000 lx (40 - 96 % r. F.)

Mit steigender Beleuchtungsstärke nimmt die Inkubationszeit zu, ein Phänomen, das auch schon bei der Bestimmung der ersten Läsionen auftrat. Unter 4 500 lx - 38 000 lx war der asexuelle Zyklus des Erregers mit der Ernte der neugebildeten Konidien stets nach 102 Stunden abgeschlossen, unter 45 000 lx war dafür jedoch ein um 6 Stunden längerer Zeitraum erforderlich. Die Steigerung der Beleuchtungsstärke von 4 500 lx auf das 10-fache bewirkte eine Verlängerung der Inkubationszeit um 20,4 Stunden. Beleuchtungsstärken über 38 000 lx führen wahrscheinlich zu einer stärkeren Erwärmung der Wirtsblätter und dadurch zu ungünstigeren Bedingungen für den Erreger.

Vergleicht man die Inkubationszeiten in Tabelle 7 untereinander, fällt auf, daß die Inkubationszeit unter 10 000 lx im Verhältnis zu der unter 4 500 lx und 18 000 lx viel zu hoch liegt. Unter 4 500 lx, 18 000 lx, 38 000 lx und 45 000 lx wurde nur mit Licht von HQL-Lampen gearbeitet, bei 10 000 lx handelte es sich um Licht von einer HQL-Lampe und 4 Concentra-Lampen, die wie bereits erwähnt, im roten Bereich des Spektrums Licht abstrahlen. Dieses Mischlicht dürfte die Ursache für die wesentlich längere Inkubationszeit gewesen sein.

Nachdem die erhebliche Wirkung der Beleuchtungsstärke auf die Inkubationszeit festgestellt worden war, konnte angenommen werden, daß die Dauer der Photoperiode die Inkubationszeit ebenfalls stark beeinflussen würde. Wie jedoch ein Blick in Tabelle 8 zeigt, üben Photoperioden von 6 - 18 Stunden nur eine geringe Wirkung auf die Inkubationszeit aus. Die Inkubationszeiten differieren maximal nur um 5,2 Stunden.

Die Konidiendichte übt im Gegensatz zur Photoperiode wieder einen merklichen Einfluß auf die Inkubationszeiten aus.

In Abbildung 41 sind die bei 22 °C, 18 000 lx und Konidiendichten von 53 - 398 Konidien pro 2 cm² Blattfläche ermittelten Inkubationszeiten eingetragen. Für die geringen Dichten von 53 und 62 Konidien wurde eine Inkubationszeit von 88 und 87,8 Stunden gemessen. Die Inkubationszeiten für

Dichten von 91, 100 und 154 Konidien liegen mit 83,6, 84,5 und 84 Stunden dicht beieinander. Bei 276 Konidien war die Inkubationszeit mit 80 Stunden am kürzesten. Mit 398 Konidien wurde eine um 2,6 Stunden längere Inkubationszeit ermittelt. Diese Unterschiede sind nach der Varianzanalyse nicht signifikant. Faßt man die Inkubationszeiten von 88 und 87,8 Stunden und die von 83,5, 84,5 und 84 Stunden zu Gruppen zusammen und wiederholt die Varianzanalyse mit diesen beiden Gruppen und den Inkubationszeiten von 80 und 82,6 Stunden, ergibt sich ein Wert von $Z = 1,6189$ ($k-1 = 3$; $N-R = 138$), der über dem Tabellenwert von $Z = 1,4787$ liegt (FISCHER und YATES 1957). Somit unterscheiden sich die 4 Inkubationszeiten bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % signifikant voneinander.

Tabelle 8: Inkubationszeit in Stunden in Abhängigkeit von der Photoperiode, Temperatur 22 °C/18 °C

	Photoperioden in Stunden				
	6	9	12	15	18
Inkubations- zeit	75,5 $\pm$ 7,6	75,7 $\pm$ 7,3	80,7 $\pm$ 4,2	75,7 $\pm$ 4,0	78,4 $\pm$ 8,5

Aus einer Reihe von Veröffentlichungen (KOBEL 1929; NAUMOVA 1935 zitiert von CHESTER 1946; BENADA 1962) ist bekannt, daß die Inkubationszeiten in Abhängigkeit von der Temperatur auf einer Parabel ähnlichen Kurve liegen (vgl. Abb. 40). Wenn man zugrunde legt, daß die Punkte in Abbildung 41 ebenfalls auf einer Parabel liegen, kann die zugehörige Kurve berechnet werden, die der Gleichung

$$y = 92,9700 - 0,0975x + 0,00018 x^2$$

gehört.

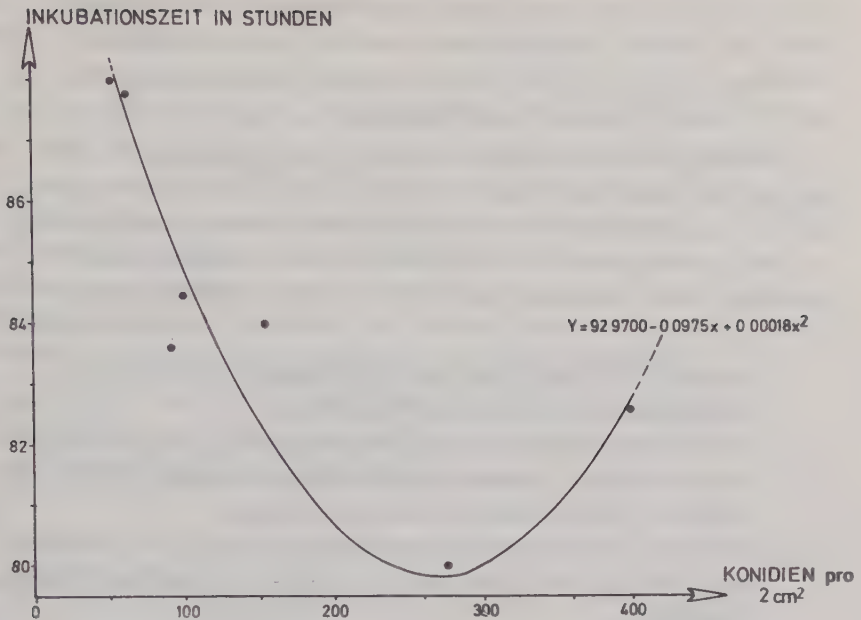


Abb. 41: Inkubationszeit in Abhängigkeit von der Konidien-
dichte bei 22 °C, 18 000 lx und 70 % r. F.

4.3. Latenzzeit und Sporulation

4.3.1. Konidienträgerbildung

Die Bildung der Konidienträger ist die Voraussetzung für die Sporulation. Die Konidienträger bei Erysiphe graminis entwickeln sich kontinuierlich von der Entstehung der Fußzelle und der Bildung der Konidienmutterzelle über Konidienträgerstadien mit mehreren Konidien hin bis zum reifen Konidienträger, der aus Fußzelle, Konidienmutterzelle und einer Kette von 8 - 10 Konidien besteht. Charakteristisch für die Konidienträger von Erysiphe graminis ist die keulenförmige Anschwellung der Fußzelle; darüber liegt die Konidienmutterzelle, die alle übrigen Konidien hervorbringt. Ein Konidienträger ist etwa 4 - 6 Tage funktionsfähig (BLUMER 1967).

Nach HIRATA (1967) entwickelt sich innerhalb von 4 Tagen nach der Impfung eine geringe Zahl von Konidienträgern. HOSSAIN (1959) gibt für das Erscheinen der Konidienträger den 3. und 4. Tag nach der Impfung an.

Zu welchem genauen Zeitpunkt bei Erysiphe graminis f. sp. hordei die Konidienträger erscheinen, war Gegenstand folgender Untersuchungen mit den klimatischen Bedingungen: 22 °C, 18 000 lx, 70 % relative Luftfeuchte, 12 stündige Photo-periode. Drei Konidienträgerstadien wurden unterschieden (Abb. 42):

1. Pusteln mit unreifen Konidienträgern. Fußzelle und Konidienmutterzelle sind vorhanden.
2. Pusteln mit unreifen Konidienträgern in fortgeschrittenem Stadium. Fußzelle, Konidienmutterzelle und 5 weitere Konidienzellen sind vorhanden.
3. Pusteln mit reifen Konidienträgern. Fußzelle, Konidienmutterzelle mit einer Kette von 8 - 10 Konidien sind gebildet.

In Abbildung 42 sind die Ergebnisse über die Konidienträgerbildung zusammengefaßt. Nach 72 Stunden konnten noch keine Konidienträger beobachtet werden. 6 Stunden später erschienen zu Beginn der Dunkelpphase die ersten unreifen Konidienträger. Von etwa 30 Pusteln hatten 2 je einen unreifen Konidienträger hervorgebracht; er bestand aus der Fußzelle. Die Konidienmutterzelle war zwar bereits angelegt, aber die Zellwand zwischen Fußzelle und Konidienmutterzelle war noch nicht ausgebildet. Nach 84 Stunden besaßen 7 von 35 Pusteln je einen unreifen Konidienträger. Nach 90 Stunden hatten von 37 Pusteln 15 unreife Konidienträger hervorgebracht; 5 dieser Pusteln wiesen zum ersten Mal Konidienträger mit insgesamt 5 Konidien auf. Nach 96 Stunden erschienen die ersten reifen Konidienträger. Bei 4 von 43 Pusteln wurden erstmalig nach der Impfung 1 - 2 reife Konidienträger ausgezählt. Von diesem Zeitpunkt an nahm die Zahl der Pusteln, die unreife Konidienträger produziert hatten, laufend zu. In dem Zeitraum

von der 96. bis zur 114. Stunde wurden 10 bis maximal 30 unreife Konidienträger pro Pustel ausgezählt.

Von der 96. bis zur 108. Stunde erhöhte sich allmählich die Zahl der Pusteln mit reifen Konidienträgern. Während der Nacht stieg von der 108. bis zur 114. Stunde die Zahl der Pusteln mit reifen Konidienträgern steil an. Von etwa 15 Pusteln besaßen 12 Pusteln 4 - 15 reife Konidienträger. Nach 120 Stunden enthielten von 22 Pusteln 21 reife Konidienträger. Zu diesem Zeitpunkt wurden pro Pustel 6 - 30 reife Konidienträger gezählt. 126 Stunden nach der Impfung hatten alle Pusteln reife Konidienträger hervorgebracht.

Zwischen dem 3. und 4. Tag entstehen demnach die unreifen Konidienträger, die vom 4. bis zum 5. Tag zu voll ausgereiften Konidienträgern heranwachsen.

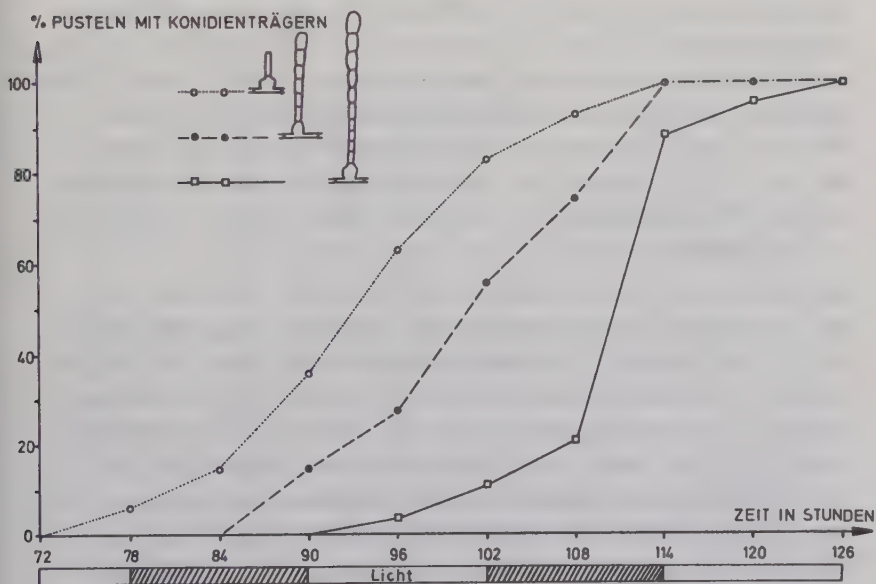


Abb. 42: Konidienträgerbildung bei 22 °C, 18 000 lx und 70 % r. F.

4.3.2. Latenzzeit

Inkubationszeit und Latenzzeit sind ein Maß für den Verlauf des parasitischen Verhältnisses und wesentliche epidemiologische Variablen. Während die Inkubationszeit den Krankheitsverlauf vom Wirt her beschreibt von der Keimung des Erregers bis zur Bildung der Läsionen, ist die Latenzzeit ein Maß für die Entwicklung des Erregers; sie schließt immer den gesamten asexuellen Entwicklungszyklus des Erregers von der Keimung bis zur Sporulation ein (GÄUMANN 1951). Bei Erysiphe graminis ist die Latenzzeit beendet, wenn die ersten reifen Konidien abgeschnürt werden. Zwischen Latenzzeit und Inkubationszeit besteht eine enge Korrelation; epidemiologisch ist die Latenzzeit jedoch von weitaus größerer Bedeutung.

Die Messung der Latenzzeit in Abhängigkeit von der Temperatur (10°C , 14°C , 18°C , 22°C , 26°C) und einer Beleuchtungsstärke von 4 500 lx liefert Werte, die ähnlich den Inkubationszeiten auf einer parabelförmigen Kurve liegen (Abb. 43). Eine Erhöhung der Beleuchtungsstärke auf 10 000 lx bewirkte keine Veränderung der Versuchsergebnisse. Lediglich bei 10°C differieren die Latenzzeiten bei den unterschiedlichen Beleuchtungsstärken minimal. Die kürzeste Latenzzeit von 102 Stunden wurde bei 22°C gemessen.

Werden Tag- und Nachttemperaturen variiert, verkürzt sich die Latenzzeit auf 96 Stunden. Das Optimum liegt bei $22^{\circ}\text{C}/18^{\circ}\text{C}$. Die Erhöhung der Beleuchtungsstärke von 4 500 lx auf 10 000 lx veränderte die Latenzzeit nicht. Eine nochmalige Erhöhung der Beleuchtungsstärke auf 18 000 lx und schließlich 38 000 lx unter der gleichbleibenden Temperatur von 22°C hatte keinen Einfluß auf die Latenzzeit, sie lag bei 102 Stunden. Erst eine Beleuchtungsstärke von 45 000 lx verlängerte die Latenzzeit um 6 Stunden auf 108 Stunden.

Photoperioden von 6, 9, 12, 15 und 18 Stunden hatten bei 4 500 lx und $22^{\circ}\text{C}/18^{\circ}\text{C}$ nur einen geringen Einfluß auf die

Inkubationszeit. Wie Tabelle 9 zeigt, treten dagegen bei den Latenzzeiten eindeutige Unterschiede auf.

Tabelle 9: Latenzzeit in Stunden in Abhängigkeit von der Photoperiode bei 22 °C/18 °C, 4 500 lx

	Photoperiode in Stunden				
	6	9	12	15	18
Latenzzeit in Std.	120	108	96	108	114

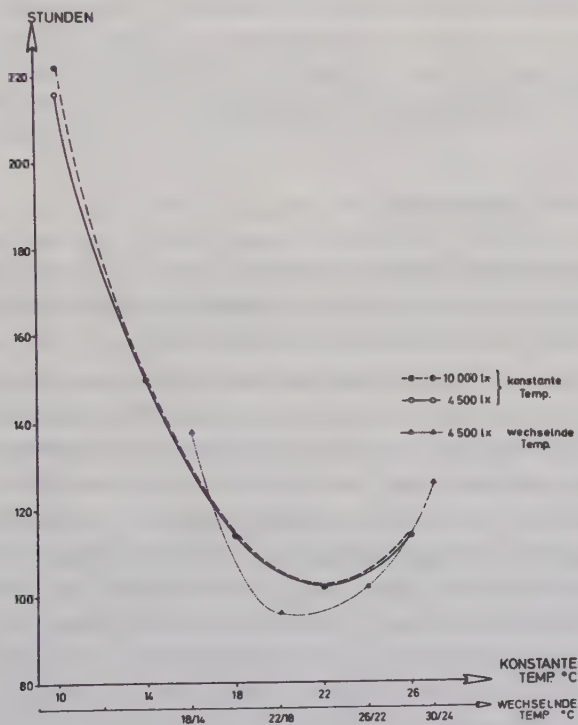


Abb. 43: Latenzzeit in Abhängigkeit der Temperatur bei 4 500 lx (60 - 96 % r. F.) und 10 000 lx (40 - 96 % r. F.)

Die kürzeste Latenzzeit wurde bei einer Photoperiode von 12 Stunden gemessen. Von der 12 stündigen Photoperiode ausgehend verlängerte sich die Latenzzeit sowohl mit abnehmender als auch mit zunehmender Photoperiode. Da Erysiphe graminis als obligater Parasit unmittelbar von den Nährstoffen des Wirtes abhängt, kann von der Länge der Latenzzeit indirekt auf den Wirtsstoffwechsel geschlossen werden. Die Verkürzung der Photoperiode erbrachte erwartungsgemäß eine längere Latenzzeit. Weshalb eine Verlängerung der Photoperiode ebenfalls zu einer längeren Latenzzeit führte, konnte in dieser Versuchsreihe nicht geklärt werden. Wahrscheinlich ist die Lichtintensität von $0,14 \text{ g cal/cm}^2 \text{ min}$, die der Beleuchtungsstärke von 4 500 lx entspricht, viel zu gering, um bei einer Photoperiode von 15 oder 18 Stunden noch eine Steigerung der Photosynthese zu erreichen.

4.3.3. Sporulation

Nach Konstruktion der Sporenfalle (1972) wurde die Latenzzeit nicht mehr nach der Abschüttelmethode bestimmt, sondern direkt mit der Sporenfalle gemessen.

Die Kurve in Abbildung 44 zeigt die Summe der Sporenfänge aus insgesamt 5 Versuchen von der 108. bis zur 140. Stunde (22°C , 18 000 lx, 70 % relative Luftfeuchte, 12 stündige Photoperiode). Die ersten Konidien wurden zwischen der 108. und der 114. Stunde gefangen. Ab der 114. Stunde nahm die Zahl der gefangenen Konidien stark zu. Das ist nicht weiter verwunderlich, denn von diesem Zeitpunkt an besaßen 90 % der Pusteln (Abb. 42) reife Konidienträger, die laufend Konidien abschnürten. Die Konidienmenge erhöhte sich dann noch einmal besonders stark von der 126. bis zur 132. Stunde. Auch dieser Anstieg läßt sich nach Abbildung 42 leicht erklären. Ab der 126. Stunde besaßen alle Pusteln eine Vielzahl reifer Konidienträger, die reichlich Konidien produzierten. Bis zur 138. Stunde sank die Zahl der gefangenen Konidien wieder ab.

Mit der Sporenfalle wird nur ein Bruchteil der abgelösten Konidien gefangen; somit sind die genannten Konidienzahlen relative Werte, die aber trotzdem die Dynamik des Sporulationsprozesses deutlich widerspiegeln.

Um eine Vorstellung davon zu bekommen, wieviel Konidien sich absolut auf einer Blattfläche von vorgegebener Größe entwickeln können, wurde ein ergänzender Versuch angelegt. Die $1,4 \text{ cm}^2$ großen Blattabschnitte von Primärblättern zweier Pflanzen wurden mit 100 - 200 Konidien beimpft. Die infizierten Pflanzen waren folgenden Bedingungen unterworfen: 20°C , 10 000 lx, 60 - 80 % relative Luftfeuchte, 12 stündige Photoperiode.

Vom 6. bis zum 20. Tag wurden die Konidien täglich um 9 Uhr morgens nach der Abschüttelmethode geerntet (siehe Methoden). In Abbildung 45 sind die täglichen Konidienernten eingetragen.

Für Pflanze I ergaben sich folgende Konidienmengen: am 6. Tag nach der Impfung 2 800, am 7. Tag 90 000. Bis zum 10. Tag sank die Zahl der Konidien auf 44 800 ab. Am 11. Tag nahm die Konidienmenge wieder auf 57 000 zu. Am 12. Tag wurden nur noch 27 000 Konidien gezählt. Bis zum 14. Tag kam es dann noch einmal zum Anstieg auf über 44 000 Konidien. Vom 15. bis zum 20. Tag pendelte sich die Zahl täglich geernteter Konidien auf 10 000 ein, mit einer Ausnahme für den 17. Tag (1 200).

Bei Pflanze II zeigte sich ein anderer Sporulationsverlauf mit einem deutlichen Maximum für den 11. Tag (55 700 Konidien). Vom 11. bis zum 17. Tag sank die Zahl der täglich produzierten Konidien stetig ab. Lediglich am 18. Tag wurden noch einmal 30 000 Konidien gesammelt. In den darauffolgenden Tagen lag die Zahl der Konidien bei 5 000 .

Pflanze I produzierte in der Zeit vom 6. bis zum 20. Tag insgesamt 474 700 Konidien; Pflanze II 384 900 Konidien.

Vom 11. Tag bis zum 20. Tag nahm bei beiden Pflanzen die Konidienmenge ständig ab. Bis zum 20. Tag hatten sich die

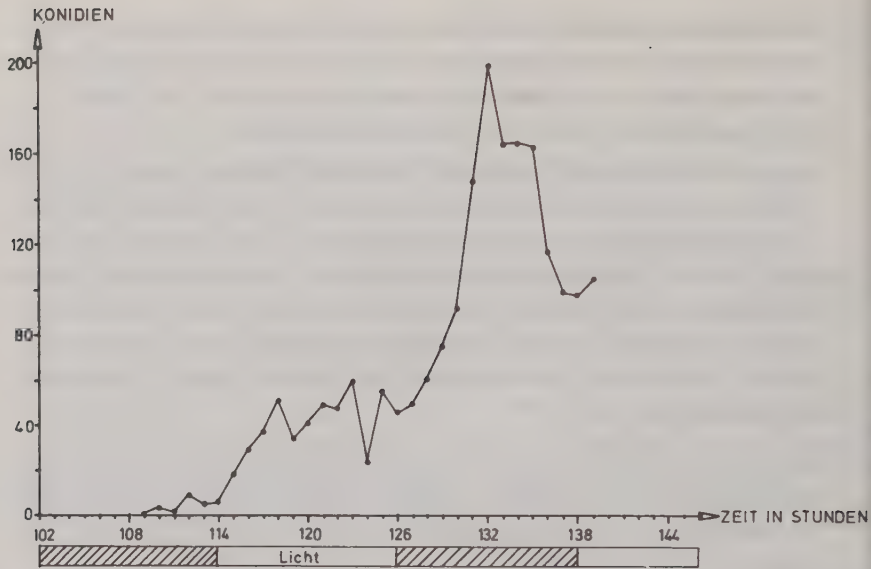


Abb. 44: Sporulation bei 22 °C, 18 000 lx und 70 % r. F.

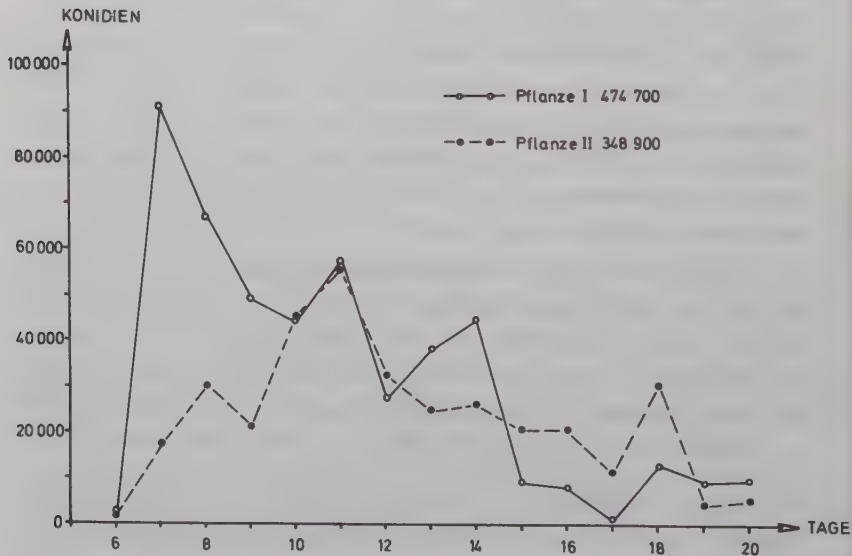


Abb. 45: Sporenmenge und Sporulationsdauer von *Erysiphe graminis* auf zwei Gerstenpflanzen bei 20 °C, 10 000 lx und 60 - 80 % r. F.

Mehltaupusteln über die gesamte Blattspitze ausgebreitet. Der größte Teil der Pflanzenzellen war abgestorben, nur unter den noch sporulierenden Mehltaupusteln hatten sich grüne Inseln gehalten.

4.3.3.1. Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Sporulation

Bei einer konstanten Temperatur von 22 °C und einer relativen Luftfeuchte von 70 % wurde mit folgenden Beleuchtungsstärken gearbeitet: 18 000 lx, 38 000 lx und 45 000 lx. Die mit der Sporenfalle pro Stunde gefangenen Konidien sind in Abbildung 46 wiedergegeben.

Unter allen Beleuchtungsstärken wurden die ersten Konidien nach der 108. Stunde gefangen. Der Erreger sporulierte unter 18 000 lx sowohl am Tag als auch in der Nacht. Unter 38 000 lx schnürte der Erreger hauptsächlich während der Photoperiode Konidien ab, nachts wurden nur verhältnismäßig wenig Konidien gefangen. Nach 121 Stunden konnten die meisten Konidien ausgezählt werden. Unter 45 000 lx wurden im Vergleich zu den beiden anderen Beleuchtungsstärken die wenigsten Konidien gefangen. Dieses Ergebnis wird dadurch gestützt, daß unter 45 000 lx die Latenzzeit 6 Stunden länger dauerte als unter 18 000 lx und 38 000 lx. Beleuchtungsstärken über 38 000 lx sind für die Entwicklung des Erregers anscheinend weniger günstig. Überträgt man diese Ergebnisse aus den Laborversuchen auf Beobachtungen in einem mit Mehltau verseuchten Gerstenfeld, dann wird klar, daß die typische Verteilung des Mehltaus auf den Pflanzen im Feld (obere Blätter wenig Befall, untere Blätter starker Befall) nicht allein durch das geringe Alter der oberen Blätter (weniger infizierte Pflanzenzellen) bedingt ist, sondern auch von den abiotischen Faktoren mit beeinflusst wird.

So können an einem wolkenlosen Junitag Beleuchtungsstärken bis zu 100 000 lx auftreten, die photosynthetisch nicht genutzt werden können, sondern zum überwiegenden Teil von den Blättern in Wärme umgesetzt werden und zu einer Erhöhung der

Blattemperatur führen. Die unteren Blätter hingegen sind durch die Beschattung der oberen Blätter vor einer zu grossen Lichtintensität geschützt. ANGSTRÖM (zitiert von LERCH 1965), der die Verteilung der Strahlungsenergie in einer Wiese maß, stellte in 100 cm Pflanzenhöhe eine Lichtintensität von $1,08 \text{ g cal/cm}^2 \text{ min}$ fest, in 50 cm Höhe $1,04 \text{ g cal/cm}^2 \text{ min}$ und zwischen 50 und 0 cm Höhe $0,28 - 0,19 \text{ g cal/cm}^2 \text{ min}$. $0,28 \text{ g cal/cm}^2 \text{ min}$ entsprechen $38\ 000 \text{ lx}$ im WEISS-Klimaschrank. Hierbei handelt es sich um die Beleuchtungsstärke, mit der für Wirt und Erreger die besten Ergebnisse erzielt wurden.

Im Feld herrschen außerdem in den unteren Blattregionen höhere relative Luftfeuchten als an der oberen Bestandesgrenze. Nach VAN EIMERN (1964) beträgt die relative Luft-

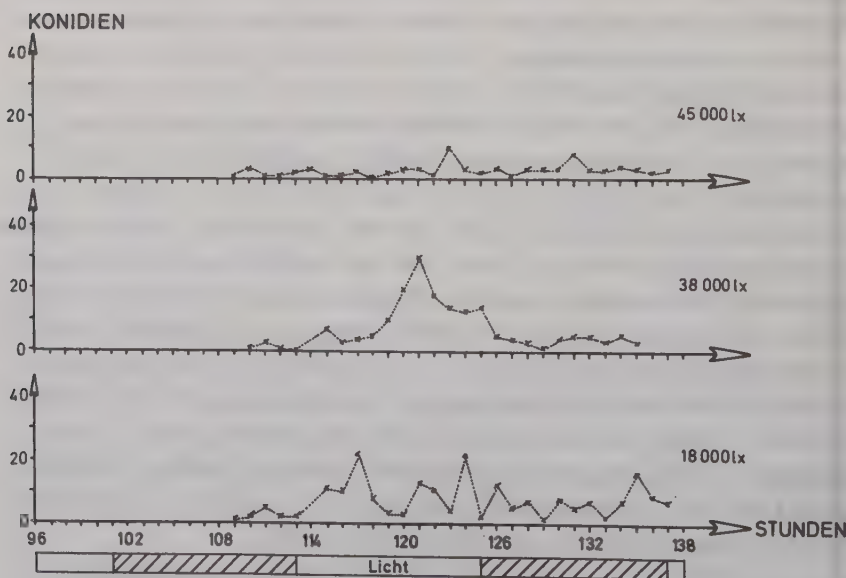


Abb. 46: Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Sporulation bei 22°C , 70 % r. F.

feuchte in einem dichten Gerstenbestand an Strahlungstagen im Juni in 25 - 50 cm Höhe 60 - 70 % gegenüber 40 - 50 % in der Wetterhütte. Aufgrund dieser Angaben kann gefolgert werden, daß die klimatischen Bedingungen für den Erreger auf den unteren Blättern wesentlich günstiger sind als auf den oberen. Die durch die fortschreitende Alterung der unteren Blätter bedingte schlechtere Versorgung des Erregers durch den Wirt kann sehr wahrscheinlich durch die günstigeren klimatischen Bedingungen kompensiert werden.

4.3.3.2. Einfluß der Vitalität der Konidien und der Konidiendichte auf die Sporulation

Von der Vitalität der Konidien hängt maßgeblich ab, wieviel Konidien auskeimen und den Wirt infizieren können. Auf die Bildung der Läsionen hat sie dagegen keinen großen Einfluß, wie die Versuchsreihe mit unterschiedlichen Anzuchtbedingungen (22 °C, 18 000 lx, 70 % relative Luftfeuchte; 18 000 lx, 90 % relative Luftfeuchte; 38 000 lx, 90 % relative Luftfeuchte) für die Konidien erbrachte. Die ersten Läsionen erschienen nach 54 und nach 60 Stunden, die Inkubationszeit schwankte zwischen 80,1 und 83,3 Stunden. Hingegen ergaben sich eindeutige Unterschiede bei der Sporulation des Erregers. Mit wachsender Vitalität der Konidien stieg die Zahl der mit der Sporenfalle gefangenen Konidien (Abb. 47). Schon nach der 112. Stunde sporulierten die Pusteln, die sich aus Konidien entwickelt hatten, die unter 38 000 lx und 90 % relativer Luftfeuchte herangewachsen waren, am stärksten. Von der 112. bis zur 128. Stunde sporulierten die Erreger aus den übrigen Anzuchtbedingungen etwa gleich stark. Nach der 128. Stunde traten jedoch auch hier eindeutige Unterschiede auf.

Die Kurven in Abbildung 47 weisen zur 114. und zur 120. Stunde Spitzen auf, die durch den Wechsel der Sporenfalle hervorgerufen wurden. Jeweils zur 113. und zur 123. Stunde mußte die Sporenfalle aus der Klimakammer genommen werden,

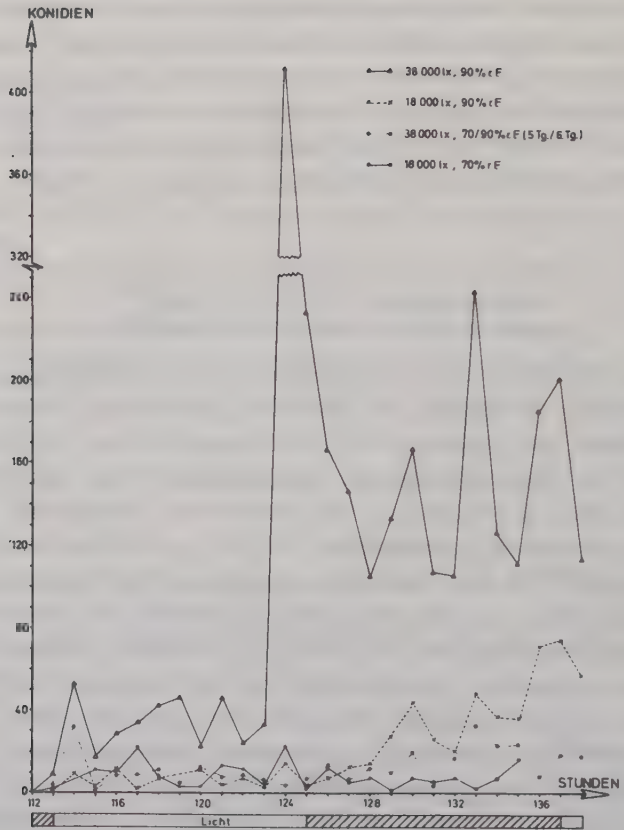


Abb. 47: Einfluß präinokulativer Bedingungen auf die Sporulation bei 22 °C, 18 000 lx und 70 % r. F.

um einen neuen Film auf die Lauftrommel zu spannen. Obwohl der Ventilator zur Umwälzung der Kammerluft ausgeschaltet und die Falle vorsichtig herausgenommen wurde, konnte nicht vermieden werden, daß sich mehr Konidien als unter normalen Versuchsbedingungen von den Pflanzen ablösten, die dann in der folgenden Stunde z. T. mit der Sporenfalle gefangen wurden.

Nachdem die günstigsten Bedingungen für die Anzucht der Konidien (38 000 lx, 90 % relative Luftfeuchte) ermittelt waren, (vgl. 4.1.1.6.) konnte in einer weiteren Untersuchung der Einfluß der Konidiendichte auf die Sporulation überprüft werden. Die Sporulation wurde bei 18 000 lx und 70 % relativer Luftfeuchte gemessen. In Abbildung 48a und 48b sind die Sporenfänge wiedergegeben. Da der Erreger auf den verschieden stark beimpften Pflanzen unterschiedlich hoch sporulierte, wurden die Sporenfänge der Übersichtlichkeit wegen auf zwei Abbildungen verteilt. Die Ergebnisse aus den Versuchen mit weniger hohen Sporenfängen sind in Abbildung 48a, die mit den hohen Sporenfängen in 48b dargestellt.

Bevor auf den Verlauf der Sporulation eingegangen wird, seien einige Anmerkungen über den Sporulationsbeginn (= Ende der Latenzzeit) vorausgeschickt (Tab. 10).

Tabelle 10: Beginn der Sporulation in Stunden nach der Aussaat in Abhängigkeit von der Konidiendichte bei 22 °C, 18 000 lx, 70 % relativer Luftfeuchte

Konidiendichte pro 2 cm ²						
53	62	91	100	154	276	398
128	115	115	113	115	113	104

Mit steigender Konidienzahl verkürzt sich der Beginn der Sporulation. Bei einer Dichte von 154 Konidien sporulierte der Erreger 2 Stunden später als erwartet. Diese Verzögerung trat ein, weil sich die Pflanzen mit den Mehлтаupusteln in diesem Versuch aus dem unmittelbaren Ansaugbereich

der Falle herausbewegt hatten, und die Konidien erst bei einer stärkeren Sporulationstätigkeit des Erregers gefangen werden konnten. Die längste Zeit bis zum Sporulationsbeginn (128 Std.) wurde bei 53 Konidien, die kürzeste (104 Std.) bei 398 Konidien gemessen. In den übrigen Versuchen wurden die ersten Konidien nach 113 und 115 Stunden gefangen. Wie bereits in Abschnitt 4.2.1. erläutert wurde, verkürzt sich mit steigender Konidiendichte die Zeit bis zum Erscheinen der ersten Läsionen, ebenso die Zeit bis zum Sporulationsbeginn. In beiden Fällen scheint es sich um einen synergistischen Effekt der Konidien bzw. der Pusteln des Erregers zu handeln.

Tabelle 10 enthält keine Angaben darüber, wieviel Konidien pro Stunde und Konidiendichte produziert wurden, was jedoch aus Abbildung 48a und 48b entnommen werden kann.

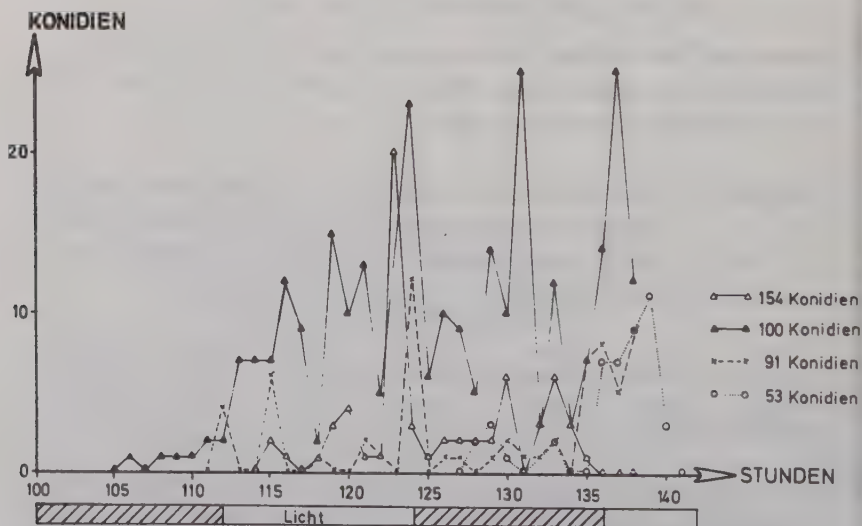


Abb. 48a: Einfluß der Konidiendichte auf die Sporulation bei 22 °C, 18 000 lx, 70 % r. F.

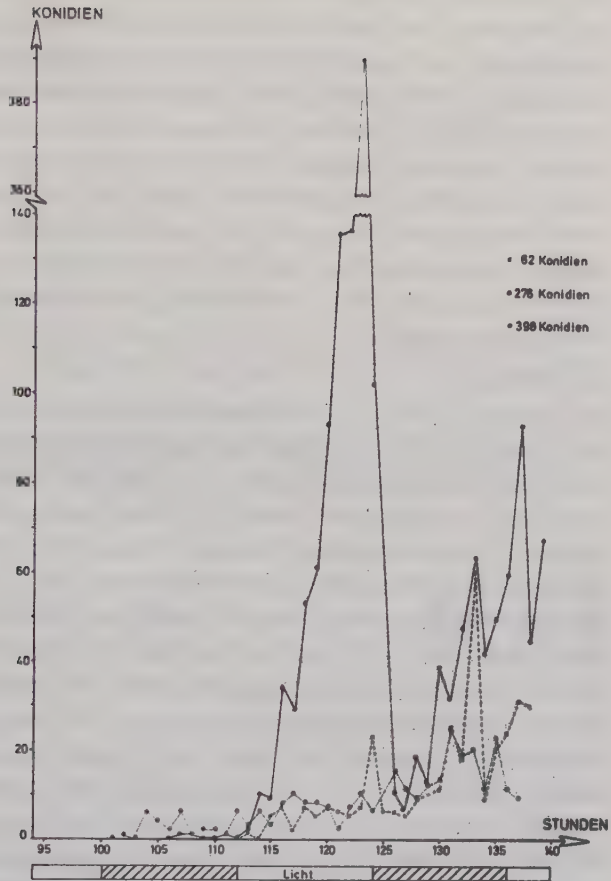


Abb. 48b: Einfluß der Konidiendichte auf die Sporulation
bei 22 °C, 18 000 lx, 70 % r. F.

Bei einer Dichte von 53 Konidien wurden bis zur 140. Stunde die wenigsten Konidien gefangen (Abb. 48a); auch bei 91 Konidien war die Sporulation nicht sonderlich hoch, während der Erreger bei einer Dichte von 100 Konidien durchschnittlich stark sporulierte. Bei 154 Konidien hätten eigentlich wesentlich mehr Konidien gefangen werden müssen; wie aber bereits erwähnt, hatten sich die Pflanzen mit den Mehltaupusteln aus dem Ansaugbereich der Falle herausbewegt. Bei einer Dichte von 276 Konidien wurden die weitaus meisten Konidien gefangen. Bei 398 und 62 Konidien war die Sporulation etwa gleich hoch, es wurden jedoch wesentlich weniger Konidien ausgezählt als bei 276 Konidien pro 2 cm^2 Blattfläche.

Die Ursache für die schwächere Sporulation bei niedrigeren Konidiendichten läßt sich am besten anhand der in Abbildung 49 - 50 dargestellten Ergebnisse erklären. Aus 53 Konidien (Abb. 49) entwickelten sich 18 Infektionspunkte, die insgesamt 17 Pusteln hervorbrachten (Abb. 50). Infektionspunkte sind sich verlängernde sekundäre Hyphen (vgl. Abb. 13 und 14). Bei 100 Konidien waren aus 38 Infektionspunkten 25 Pusteln entstanden, bei 276 Konidien wurden 101 Infektionspunkte gezählt, die 42 Pusteln erzeugten. Bei 398 Konidien entstanden aus 150 Infektionspunkten 52 Pusteln. Mit wachsender Konidiendichte bildeten sich also mehr Infektionspunkte und Pusteln. Allerdings entspricht die Zahl der Infektionspunkte nur bei den niedrigen Konidiendichten der Pustelzahl. Bei höheren Konidiendichten verringert sich die Anzahl der Pusteln, da die 2 cm^2 große Blattfläche nicht mehr genügend Platz für die Ausbreitung der Pusteln bietet. Mehrere Infektionspunkte wachsen zu einer Pustel zusammen.

Bei 53 und 62 Konidien entwickelte sich aus einem Infektionspunkt eine Pustel (1:1), bei 91 und 100 Konidien betrug das Verhältnis Infektionspunkte/Pusteln 1,4:1. Bei 154 und 276 Konidien war das Verhältnis 2,4:1, und bei 398 Konidien bildeten 3 Infektionspunkte 1 Pustel (3:1). Der Schnittpunkt

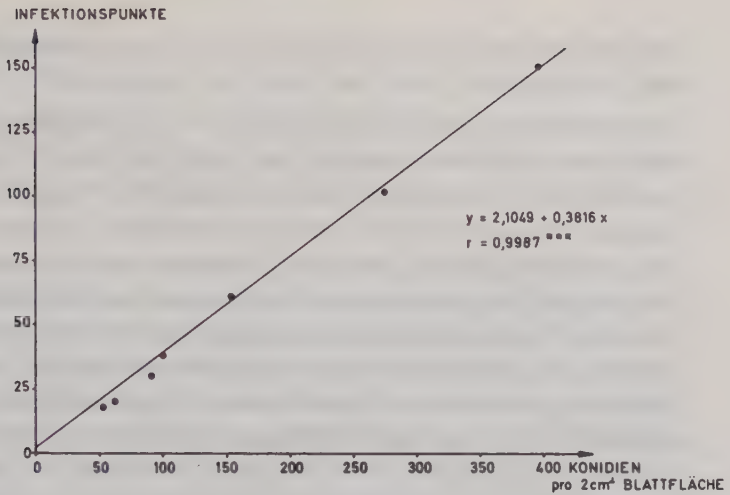


Abb. 49: Einfluß der Konidiendichte auf die Bildung von Infektionspunkten bei 22 °C, 18 000 lx und 70 % r.F.

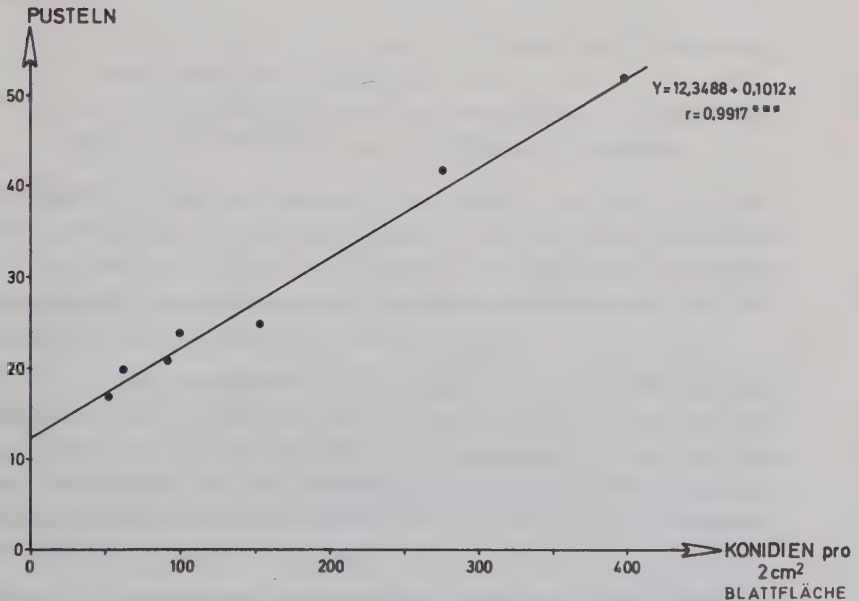


Abb. 50: Einfluß der Konidiendichte auf die Bildung von Mehltaupusteln bei 22 °C, 18 000 lx und 70 % r. F.

der Geraden mit der y-Achse (Abb. 50) liegt deshalb nicht wie in Abbildung 49 in der Nähe des Nullpunktes.

42 Pusteln pro 2 cm^2 (276 Konidien) scheinen optimal für die Sporulation des Erregers zu sein. Bei dieser Dichte wurde auch die kürzeste Inkubationszeit (80 Stunden) gemessen. 52 Pusteln (398 Konidien) scheinen schon zu viel für eine Blattfläche von 2 cm^2 Größe zu sein. Dieser Fläche entspricht nur eine bestimmte Anzahl von Pflanzenzellen, die für die Versorgung des Erregers mit Nährstoffen in Frage kommen. Bei einer bestimmten Pustelanzahl ist der Zeitpunkt erreicht, von dem an die Wirtszellen nicht mehr ausreichend Nährstoffe für die Sporulation des Erregers zur Verfügung stellen können. Diese Grenze scheint zwischen 42 und 52 Pusteln pro 2 cm^2 Blattfläche zu liegen. Wird die Grenze überschritten, vermindert sich die Sporulation des Erregers.

5. DISKUSSION

Erysiphe graminis f. sp. hordei überwintert in Mitteleuropa als Myzel auf den Blättern der Wintergerste (PAPE und RADEMACHER 1934). Von der Wintergerste erfolgt im Frühjahr die Infektion der Sommergerste.

Das sexuelle Stadium des Gerstenmehltaus dient, von der Rekombination der Gene abgesehen, der Übersommerung (KOLTIN und KENNETH 1970). Die Kleistothecien überbrücken in semi-ariden Gebieten die wirtslose, heiße und regenfreie Sommerzeit. Während der Vegetationsperiode breitet sich der Gerstenmehltau hauptsächlich durch die Konidien der Nebenfruchtform aus.

Voraussetzung für eine erfolgreiche Infektion der Gerste mit Erysiphe graminis f. sp. hordei ist nach der Landung der Konidien die Bildung von Keimhyphen. Die Keimung der Konidien wird beeinflusst:

1. durch abiotische Faktoren, die während der Konidienbildung herrschen (Vitalität) und
2. durch die Klimafaktoren, die unmittelbar während der Keimung und Infektion auf den Erreger einwirken.

Eine hohe Luftfeuchte während der Anzucht der Konidien fördert ihre Vitalität. Am günstigsten sind relative Luftfeuchten von über 90 %. Eine nicht ganz so starke Wirkung übt die Lichtintensität sekundär über den Wertsstoffwechsel auf die Keimkraft der Konidien aus (AUST, 1973).

Die z. T. widerspruchsvollen Ergebnisse, die YARWOOD (1936), CHEREWICK (1944), BRODIE (1945), CLAYTON (1942) und GRANGER (1947) bei der Keimung mit Erysiphe graminis erhielten, sind sehr wahrscheinlich, wie MANNERS und HOSSAIN (1963) schon bemerkten, auf die unterschiedliche Vitalität der verwendeten Konidien zurückzuführen.

Während der Keimphase beeinflussen im wesentlichen Temperatur und relative Luftfeuchte das Keimverhalten des Erregers.

NAIR und ELLINGBOE (1965) erhielten eine Keimungsrate von 65 %, wenn die Konidien von Erysiphe graminis f. sp. tritici einer Temperatur von 18 °C und einer relativen Luftfeuchte von annähernd 100 % ausgesetzt waren. Wurde in der ersten Stunde nach der Impfung mit einer Temperatur von 17 °C und einer relativen Luftfeuchte von 100 % gearbeitet und ab der 2. Stunde mit 65 % relativer Luftfeuchte und 22 °C, so erhielten NAIR und ELLINGBOE eine maximale Keimungsrate von 95 %. Im WEISS-Klimaschrank keimten unter optimalen Bedingungen (22 °C, 1. Std. 96 % relative Luftfeuchte - ab 2. Std. 70 % relative Luftfeuchte) 80 - 90 % der Konidien des Gerstenmehltaus.

Für Erysiphe graminis f. sp. hordei ist der erste Abschnitt der Keimung mit der Bildung der Appressorien erreicht. Bei 18 °C, 22 °C und zu einem geringen Prozentsatz auch bei 14 °C erschienen die ersten Appressorien nach 4 Stunden, bei 26 °C und 30 °C schon nach 3 Stunden. MOUNT und SCHLESINSKI (1971) nennen als Intervall für die Appressorienbildung den Zeitraum zwischen der 2. und 4. Stunde nach der Impfung. In den anschließenden 6 Stunden wachsen die Appressorien weiter heran. Während dieses Stadiums sind Beleuchtungsstärken von 2 700 lx optimal für die Reife der Appressorien (MASRI und ELLINGBOE 1966). Die Infektionshyphen bilden sich kurz nach der Reifung der Appressorien, etwa 10 Stunden nach der Impfung (HIRATA 1967). Elektronenmikroskopische Studien und histochemische Tests ergaben, daß die Epidermiszellwand um die Infektionshyphen durch Enzyme abgebaut wird (AKAI, KUNOH und FUKUTOMI 1967; BRACKER 1968; EDWARDS und ALLEN 1970). Aus der Infektionshyphen entwickelt sich das Haustorium. MOUNT und ELLINGBOE (1968) beobachteten die ersten Haustorien 11 bis 12 Stunden nach der Impfung. Untersuchungen von EHRLICH und EHRLICH (1963); MCKEEN, SMITH und BHATTACHARYA (1969), BRACKER (1968) zeigten, daß die Haustorien von Erysiphe graminis durch eine sackähnliche Membran vom Zytoplasma des Wirtes getrennt sind, und daß sie das Plasmalemma des Wirtes nicht durchstoßen.

Die ersten sekundären Hyphen in Form knospenähnlicher Vorsprünge entwickeln sich an den Appressorien frühestens 14 Stunden nach der Impfung. Nach MASRI und ELLINGBOE (1966) ist für die Entwicklung der sekundären Hyphen ein Zeitraum von 16 Stunden erforderlich. Aus der sich verlängernden sekundären Hyphe entsteht schließlich nach 48 Stunden die neue Mehltaukolonie.

Die ersten Läsionen konnten frühestens nach 54 Stunden beobachtet werden. Dies stimmt mit dem Zeitintervall überein (40. - 60. Stunde), in dem die sekundären Haustorien sich zu entwickeln beginnen (HIRATA 1967). Von diesem Zeitpunkt an ist offensichtlich die Schädigung des Wirtes durch den Parasiten schon so groß, daß in den Pflanzenzellen der Abbau des Chlorophylls unter den sich vergrößernden Mehltaukolonien beginnt.

In dem Maße wie das Wachstum der Pilzkolonie voranschreitet, verbreitern sich die Läsionen auf der Blattunterseite und können als gelbe Flecke gut vom übrigen Pflanzengewebe unterschieden werden. Von diesem Moment an hat der Parasit schon entscheidend den Stoffwechsel des Wirtes verändert, was sich in einer gesteigerten Atmung der Pflanze, einem geringeren Chlorophyllgehalt ihrer infizierten Blätter und einer veränderten Transpiration äußert (ALLEN, 1942; SCOTT und SMILLIE 1966; PRIEHRADNY und PAULECH 1969). Dieses Krankheitsstadium ist mit Abschluß der Inkubationszeit erreicht.

Bei günstigen klimatischen Bedingungen für den Erreger (22 °C, 50 - 96 % relative Luftfeuchte) aber weniger geeigneten Lichtverhältnissen für den Wirt (4 500 lx) beträgt die Inkubationszeit 66,4 Stunden, bei 10 000 lx 81,5 Stunden und bei 45 000 lx 86,6 Stunden. Mit steigender Lichtintensität nimmt die Inkubationszeit zu. Eine längere Inkubationszeit erhielten GASSNER und HASSEBRAUK (1931) auch mit Puccinia recondita Rob. ex Desm. und Weizen, nachdem die Wirtspflanzen zusätzlich mit Stickstoff gedüngt worden waren. Die Verlängerung der Inkubationszeit bei höheren Lichtintensitäten kann durch eine gesteigerte Photosynthese bedingt sein, wahrscheinlich

können die Wirtspflanzen bei höherer Lichtintensität mehr Nährstoffe zur Verfügung stellen. Bei 4 500 lx machten die infizierten Pflanzen am Ende der Inkubationszeit einen sehr erschöpften Eindruck, während bei 18 000 lx, 38 000 lx und 45 000 lx die Wirtspflanzen trotz intensiven Befalls keine Erschöpfungserscheinungen zeigten. Weshalb GASSNER und HASSEBRAUK durch zusätzliche Stickstoffdüngung mit Puccinia recondita Rob. ex Desm. bei Weizen längere Inkubationszeiten erhielten, kann nicht ohne weiteres beantwortet werden. Für den Getreidemehltau ist bekannt, daß reichliche Stickstoffdüngung den Mehлтаubefall fördert. Nach LAST (1953, 1954) können bereits resistente Weizenpflanzen durch erhöhte Stickstoffgaben wieder stark anfällig werden. Diese erneute Anfälligkeit gegen den Mehлтаubefall scheint jedoch weniger in einer Veränderung der Epidermiszellwand als vielmehr in einer Umstimmung des Zellstoffwechsels zu liegen.

Einen großen Einfluß auf die Dauer der Inkubationszeit hat die Temperatur. Von 10 °C - 22 °C nimmt die Inkubationszeit von knapp 6 Tagen bis auf 2 Tage 18 Stunden ab. PRATT (1943) erhielt mit dem Weizenmehltau bei 10 °C eine Inkubationszeit von 6 Tagen 12 Stunden. In den Experimenten, die LAST (1963) mit Weizen- und Gerstenmehltau durchführte, reichte die Inkubationszeit bei 10 °C von 6 bis zu 9 Tagen; bei 22 °C erhielt er mit Weizenmehltau eine Inkubationszeit von 3 Tagen. BENADA gibt bei 20 °C für den Weizenmehltau eine Inkubationszeit von 3 - 4 Tagen an. Eine Temperatur von 22 °C scheint für die Entwicklung des Gerstenmehltaus optimal zu sein. Wird die Temperatur von 22 °C überschritten, verlängert sich die Inkubationszeit. PRATT (1943) gelangte zu einem ähnlichen Ergebnis.

Zwischen dem 3. und 4. Tag nach der Impfung entstehen beim Gerstenmehltau die unreifen Konidienträger, die vom 4. bis zum 5. Tag zu voll ausgebildeten Konidienträgern heranreifen. Diese Daten stimmen mit Angaben von CORNER (1935) und HIRATA (1967) überein, die für das Erscheinen der Konidienträger den 4. Tag nach der Impfung nennen.

Die Frage, ob die Bildung der Konidienträger mit dem gehäuf-
ten Auftreten der Läsionen korreliert, kann positiv beant-
wortet werden. Nach 84 Stunden wurden bei 22 °C, 18 000 lx,
70 % relativer Luftfeuchte, einer Photoperiode von 12 Stun-
den und einer Konzentration von 100 Konidien pro 2 cm² Blatt-
fläche die meisten Läsionen ausgezählt. Zu diesem Zeitpunkt
hatten zwar erst 7 von 35 Pusteln unreife Konidienträger ge-
bildet, die Knospen für die nachfolgenden Konidienträger
waren jedoch schon am Oberflächenmyzel erkennbar. Die Nähr-
stoffe für die Ausbildung dieser Konidienträger müssen be-
reits in den angrenzenden Hyphenzellen des Oberflächenmyzels
vorhanden sein, schließlich entwickeln in den folgenden 12
Stunden über 60 % aller Pusteln weitere Konidienträger. Das
Erscheinen der Hauptmasse der Läsionen wäre demnach eine
Folge des verstärkten Nährstoffbedarfs bei der Bildung der
Konidienträger.

Die kürzeste Latenzzeit in allen Versuchsserien ist mit 96
Stunden bei einer Temperaturkombination von 22 °C/18 °C
(Tag/Nacht) erzielt worden. Nach 96 Stunden wurden auch die
ersten Konidienträger ausgezählt.

Die ersten windverbreiteten Konidien konnten mit der Sporen-
falle zwischen der 108 und 114 Stunde gefangen werden. In
den anschließenden Stunden nahm die Sporulation des Parasi-
ten auf den befallenden Pflanzen ständig zu. Ein Sporula-
tionsrhythmus, wie ihn YARWOOD (1936) für Erysiphe polygoni
mit einer reifen Konidie pro Tag beschrieben hat, existiert
bei Erysiphe graminis nicht. Die Konidien von Erysiphe gra-
minis reifen während des Tages und der Nacht und werden
sowohl am Tage als auch in der Nacht abgelöst. Bei Erysiphe
cichoracearum wachsen die Konidien in Ketten zwar ebenfalls
während des Tages und der Nacht, werden jedoch nur tagsüber
verbreitet (PADY, KRAMER und CLARY 1969). HAMMET und MANNERS
(1971) ermittelten, daß Wind, Regen, eine trockene Oberflä-
che der Wirtsblätter, hohe Temperaturen und niedrige Luft-
feuchten eine positive Wirkung auf die Konidienablösung bei
Erysiphe graminis haben.

Die Menge der bei der Sporulation abgelösten Konidien ist eine der Variablen, die maßgeblich die Konidiendichte auf den Blättern beeinflußt. In Laborversuchen sind meist sehr hohe Konidienkonzentrationen verwandt worden (DOMSCH, 1953/1954; ALLEN 1955; YARWOOD 1956; van den ENDE und COLLS 1967; SCHÜTT 1971), um zum Teil auch die Selbsthemmung und Selbststimulation der Konidien bzw. Sporen bei der Keimung zu überprüfen. Extrem hohe Konidienkonzentrationen auf den Blättern kommen in der Natur nur verhältnismäßig selten vor, es sei denn am Ende einer Epidemie. In dieser Arbeit wurden im Durchschnitt 100 Konidien pro $1,4 \text{ cm}^2$ Blattfläche verwendet. Für weitere Untersuchungen wären Konzentrationen von 1 - 20 Konidien, wie sie zu Beginn einer Epidemie auftreten, aussagekräftiger.

6. ZUSAMMENFASSUNG

In den Versuchsserien wurde mit der Sommergerste (Hordeum sativum, Sorte 'Firlbecks Union') und einem Gemisch der Rassen C2 und C11 des Erregers Erysiphe graminis DC. f. sp. hordei Marchal gearbeitet. Der Bau eines Impfturmes und die Konstruktion einer Sporenfalle erwiesen sich als notwendig für die Durchführung der Versuche. Jeder Versuch umfaßte einen ganzen asexuellen Zyklus des Erregers.

Folgende Phasen wurden im einzelnen untersucht:

1. Keimung der Konidien und Bildung der Appressorien
2. Entwicklung der Haustorien
3. Bildung sekundärer Hyphen und Haften der Infektion
4. Erscheinen der ersten Läsionen
5. Inkubationszeit
6. Latenzzeit
7. Sporulation

zu 1. Bei Temperaturen von 26 °C und 30 °C bildeten sich die Appressorien schon nach 3 Stunden, bei 14 °C, 18 °C und 22 °C nach 4 Stunden, bei 10 °C waren 6 - 7 Stunden erforderlich. Diese Werte gelten für 4 500 bis 10 000 lx und 60 - 96 % relative Luftfeuchte.

zu 2. Bei 30 °C brachten 20 % der Konidien Appressorien hervor. In den Epidermiszellen bildeten sich kugelförmige Körper; es entwickelten sich jedoch keine sekundäre Hyphen mehr (4 500 - 10 000 lx, 60 - 96 % relative Luftfeuchte).

zu 3. Die sekundären Hyphen erschienen bei 22 °C nach 14 Stunden, bei 14 °C, 18 °C, 26 °C nach 16 Stunden und bei 10 °C nach 20 - 24 Stunden (4 500 - 10 000 lx, 60 - 96 % relative Luftfeuchte).

Die Zahl der gekeimten Konidien hing von den Bedingungen ab, die während ihrer Bildung herrschten. Relative

Luftfeuchten von über 90 % und optimale Lichtverhältnisse für den Wirt während der Konidienbildung förderten die Keimkraft der Konidien beträchtlich.

Bei gleichmäßiger Verteilung der Konidien auf der Blattoberfläche wurden bei Konzentrationen von 26 - 196 Konidien pro cm² Blattfläche Keimung und Infektion nicht wesentlich beeinflusst.

zu 4. Die ersten Läsionen erschienen nach 54 Stunden (18 °C, 22 °C und 4 500 lx), nach 60 Stunden (18 °C, 22 °C und 10 000 lx; 22 °C und 18 000 lx), nach 66 Stunden (22 °C, 38 000 lx und 45 000 lx; 26 °C, 4 500 lx und 10 000 lx). Bei 14 °C und 4 500 lx sowie 10 000 lx nach 78 Stunden, bei 10 °C und 4 500 lx nach 108 Stunden und bei 10 °C und 10 000 lx nach 144 Stunden. Die relative Luftfeuchte schwankte jeweils zwischen 60 - 96 %.

zu 5. Die kürzeste Inkubationszeit von 66,4 Stunden wurde bei 22 °C und 4 500 lx gemessen. Bei gleicher Temperatur und Beleuchtungsstärken von 10 000 lx, 18 000 lx, 38 000 lx und 45 000 lx betrugen die Inkubationszeiten 81,5 Stunden, 79,5 Stunden, 84,9 Stunden und 86,8 Stunden.

Mit 26 °C und 4 500 lx bzw. 10 000 lx wurden Inkubationszeiten von 81,2 Stunden und 84,2 Stunden erzielt.

Bei 18 °C und 4 500 lx sowie 10 000 lx dauerte die Inkubationszeit 77,6 Stunden und 80,5 Stunden.

Bei 14 °C, 4 500 lx und 10 000 lx waren bis zum Abschluß der Inkubationszeit 102,6 Stunden bzw 109,5 Stunden erforderlich.

Bei der tiefsten Temperatur von 10 °C und einer Beleuchtungsstärke von 4 500 lx sowie 10 000 lx betrug die Inkubationszeit 142,8 Stunden und 171,5 Stunden.

Die Konidiendichte übte einen deutlichen Einfluß auf die Dauer der Inkubationszeit aus. Bei 22 °C und

18 000 lx sank die Inkubationszeit von 88 Stunden (26 Konidien pro cm^2 Blattfläche) bis auf 80 Stunden ab (138 Konidien pro cm^2 Blattfläche) und nahm bei einer Dichte von 196 Konidien pro cm^2 Blattfläche wieder auf 82,6 Stunden zu.

- zu 6. Die kürzeste Latenzzeit wurde bei $22^\circ\text{C}/18^\circ\text{C}$ (Tag/Nacht) und 4 500 lx mit 96 Stunden ermittelt. Bei 22°C , 4 500 lx, 10 000 lx, 18 000 lx und 38 000 lx dauerte die Latenzzeit 102 Stunden. Mit Temperaturen von 18°C und 22°C sowie einer Beleuchtungsstärke von 4 500 lx und 10 000 lx betrug die Latenzzeit 114 Stunden. Bei 14°C , 4 500 lx und 10 000 lx waren bis zum Abschluß der Latenzzeit 150 Stunden erforderlich, bei 10°C und 4 500 lx 216 Stunden, bei 10°C und 10 000 lx 222 Stunden.

Die ersten unreifen Konidienträger erschienen bei 22°C und 18 000 lx zwischen dem 3. und 4. Tag nach der Impfung, sie wuchsen vom 4. bis zum 5. Tag zu voll ausgebildeten Konidienträgern heran.

- zu 7. Die ersten windverbreiteten Konidien konnten bei 22°C und 18 000 lx in der Zeit von der 108. bis zur 114. Stunde mit der Sporenfalle gefangen werden.

Die Sporulationsintensität wurde durch die Vitalität der Konidien sowie die Konidiendichte stark beeinflusst.

6. LITERATURVERZEICHNIS

- AKAI, S., M. FUKOTOMI and H. KUNOH, 1967: An electron microscopic observation of conidium and hypha of *Erysiphe graminis hordei*.
Mycopath. Mycol. Appl. 35, 217-222.
- ALLEN, P.J., 1942: Changes in the metabolism of wheat leaves induced by infection with powdery mildew.
Amer. J. Bot. 29, 425-435.
- 1955: The role of self-inhibitor in the germination of rust uredospores.
Phytopathology 45, 259-266.
- AUST, H.J., 1972: Light intensities affecting germination, incubation and latent period, and sporulation of *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal.
Actas III Congr. Un. fitopat. medit., 1972, 139-143.
- 1973: Wirkung verschiedener Anzuchtbedingungen auf die Keimung des Gerstenmehltaues (*Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal).
Phytopath. Z. 76, 179-181.
- 1973: Konidienträgerbildung und Sporulation bei *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal.
25. Internationales Symposium über Pflanzenschutz, 8. Mai 1973, Gent (im Druck).
- BENADA, J., 1962: Padli travni (*Erysiphe graminis* DC.) na jecmeni. II. Príspevek K epidemiologii padli.
Rostlinná výroba 8, 1287-1304.
- 1964: Inkubační doby padli travního (*Erysiphe graminis* DC.) na pšenici.
Vedecké práce výsk. ústavu obiln. Kromerizi 3, 159-162.
- BLUMER, S., 1967: Echte Mehltaupilze (*Erysiphaceae*).
VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

- BRACKER, C.E., 1968: Ultrastructure of the haustorial apparatus of *Erysiphe graminis* and its relationship to the epidermal cell of barley. *Phytopathology* 58, 12-30.
- BRODIE, H.J., 1945: Further observations on the mechanism of germination of conidia of various species of powdery mildew at low humidity. *Can. J. Res. C* 23, 198-211.
- CASSELMAN, T.W. and R.D. BERGER, 1970: An improved, portable automatic sampling spore trap. *Proc. Flo. St. horti. Soc.* 83, 191-195.
- CHEREWICK, W.J., 1944: Studies on the biology of *Erysiphe graminis* DC. *Can. J. Res. C* 22, 52-86.
- CHESTER, K.ST., 1946: The cereal rusts. *Chronica Botanica*, Waltham.
- CLAYTON, C.N., 1942: Germination of fungous spores in relation to controlled humidity. *Phytopathology* 32, 921-943.
- CORNELI, E., 1934: Temperature di germinazione di spore fungine in relazione alle infezioni sugli ospiti. *Nuovo Girn. Bot. Ital.*, N.S., xli, 1, 121-133.
- DIMOCK, A.W., 1967: Controlled environment in relation to plant disease research. *Annu. Rev. Phytopath.* 5, 265-284.
- DOMSCH, K.H., 1953: Über den Einfluß photoperiodischer Behandlung auf die Befallsintensität beim Gerstenmehltau. *Arch. f. Mikrobiol.* 19, 287-318.
- , 1954: Keimungsphysiologische Untersuchungen mit Sporen von *Erysiphe graminis*. *Arch. f. Mikrobiol.* 20, 163-175.

- EDWARDS, H.H. and P.J. ALLEN, 1970: A fine-structure study of the primary infection process during infection of barley by *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*. *Phytopathology* 60, 1504-1509.
- EHRLICH, H.G. and M.A. EHRLICH, 1963: Electron microscopy of the host-parasite relationships in stem rust of wheat. *Am. J. Botany* 50, 123-130.
- VAN EIMERN, 1964: Untersuchungen über das Klima in Pflanzenbeständen. *Ber. Dt. Wetterd. Nr.* 96.
- ELLINGBOE, A.H., 1968: Inoculum and infection by foliage pathogens. *Annu. Rev. Phytopath.* 6, 317-330.
- ENDE, G. van den und P.J.M. COOLS, 1967: Selbsthemmung und Selbststimulation der Konidiosporen von *Sclerotinia fructicola* bei der Keimung u. Keimschlauchbildung. *Phytopath. Z.* 59, 122-128.
- EYAL, Z., CLIFFORD, B.D. and R.M. CALDWELL, 1968: A settling tower for quantitative inoculation of leaf blades of mature small grain plants with urediospores. *Phytopathology* 58, 530-531.
- GÄUMANN, E., 1951: Pflanzliche Infektionslehre. Birkhäuser Verlag, Basel.
- GASSNER, G. und K. HASSEBRAUK, 1931: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Mineralsalzernährung und Verhalten der Getreidepflanzen gegen Rost. *Phytopath. Z.* 3, 535-617.
- GRAF-MARIN, A., 1933: Studies on powdery mildew of cereals. Cornell Univ. Agric. Exp. Sta. Mem. 157, 1-48.
- GRAINGER, J., 1947: The ecology of *Erysiphe graminis* DC. *Trans. Br. mycol. Soc.* 31, 54-65.

- GREGORY, P.H., 1954: The construction and use of a portable volumetric spore trap.
Trans. Br. mycol. Soc. 37, 390-404.
- HAMMARLUND, C., 1925: Zur Genetik, Biologie und Physiologie einiger Erysiphaceen.
Hereditas 6, 1-126.
- HAMMETT, K.R.W. and J.G. MANNERS, 1971: Conidium liberation in *Erysiphe graminis*. I. Visual and statistical analysis of spore trap records.
Trans. Br. mycol. Soc. 56, 387-401.
- HART, M.P. and D.M. Mac LEOD, 1955: An apparatus for determination the effects of temperature and humidity on germination of fungous spores.
Can. J. Bot. 33, 289-292.
- HIRATA, K., 1967: Notes on haustoria, hyphae and conidia of the powdery mildew fungus of barley, *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*.
Mem. Fac. Agric. Niigata Univ. 6, 205-259.
- HIRST, J.M., 1952: An automatic volumetric spore trap.
Ann. Appl. Biol. 39, 257-265.
- HONECKER, L., 1932: Beiträge zum Mehltaupproblem bei der Gerste mit besonderer Berücksichtigung der züchterischen Seite.
Z. f. Pflanzenbau, Pflanzenschutz u. Pflanzenzucht 8, 78-84, 89-106.
- HOSSAIN, S.M.M., 1959: Studies on the germination of the conidia of *Erysiphe graminis* DC.
M. Sc. Thesis, Univ. Southampton.
- HOYER, H., 1969: Ein Beitrag zur Kenntnis der Selbsthemmung der Uredosporenkeimung bei *Puccinia trititina* Eriksson und anderen Rostarten. I. Die Hemmstoffbildung.
Zbl. Bakt., Abt. 2, 115, 266-296.

- KASPERS, H. und W. KOLBE, 1971: Zur Frage der Lebensweise, wirtschaftlichen Bedeutung und Bekämpfung des Getreidemehltaus *Erysiphe graminis* DC. Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer 24, 330-366.
- KOBEL, F., 1929: Landwirtsch. Jb. Schweiz 43, 232-272.
- KOLTIN, Y. and R. KENNETH, 1970: The role of the sexual stage in the over-summering of *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal under semi-arid conditions. Ann. Appl. Biol. 65, 263-268.
- KRAMER, C.L. and S.M. PADY, 1966: A new 24-hr spore sampler. Phytopathology 56, 517-520.
- KRANZ, J., M. MOGK und A. STUMPF, 1973: EPIVEN - ein Simulator für Apfelschorf. Z. Pflanzenkrankh. (im Druck).
- LAST, F.T., 1953: Some effects of temperature and nitrogen supply on wheat powdery mildew. Ann. Appl. Biol. 40, 312-322.
- 1954: The effect of time of application of nitrogenous fertilisers on powdery mildew of winter wheat. Ann. Appl. Biol. 41, 381-392.
- 1963: Effect of temperature on cereal powdery mildew. Plant pathology 12, 132-133.
- LERCH, G., 1965: Pflanzen-Ökologie. WTB, Bd 27, Akademie-Verlag, Berlin.
- LONGREE, K., 1939: The effect of temperature and relative humidity on the powdery mildew of roses. Cornell Agr. Expt. Sta. Mem. 223, 1-43.
- MANNERS, J.G. and S.M.M. HOSSAIN, 1963: Effects of temperature and humidity on conidial germination of *Erysiphe graminis*. Trans. Br. mycol. Soc. 46, 225-234.

- MASRI, S.S. and H. ELLINGBOE, 1966: Germination of conidia and formation of appressoria and secondary hyphae in *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*.
Phytopathology 56, 304-308.
- and H. ELLINGBOE, 1966: Primary infection of wheat and barley by *Erysiphe graminis*.
Phytopathology 56, 389-395.
- MAY, K.R., 1945: The cascade impactor: an instrument for sampling coarse aerosols.
J. Sci. Instrum. 22, 187-195.
- McKEEN, W.E. and P.K. BHATTACHARYA, 1969: Alteration of the host wall surrounding the infection peg of powdery mildew fungi.
Can. J. Bot. 47, 701-706.
- METZGER, I., 1942: Versuche zur Aufbewahrung lebender Sporen von Weizen- und Gerstenmehltau.
Kühn-Archiv 56, 163-172.
- MOGK, M., 1973: Untersuchungen zur Epidemiologie von *Colletotrichum coffeanum* Noack sensu Hindorf - Eine Analyse der Wirt - Parasit - Umweltbeziehungen.
Diss. Giessen.
- MOUNT, M.S., 1968: Environmental effects and transfer events during primary infection of wheat by *Erysiphe graminis*.
Ph. D. Thesis, Michigan State Univ.
- and A.H. ELLINGBOE, 1966: Effects of environment on formation of secondary hyphae of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* on wheat.
Phytopathology 56, 891.
- and A.H. ELLINGBOE, 1968: Effects of ultraviolet radiation on the establishment of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* on wheat.
Phytopathology 58, 1171-1175.

- MOUNT, M.S. and R.S. SLESINSKI, 1971: Characterization of primary development of powdery mildew. (301-322).
Aus: T.F. PREECE and C.H. DICKINSON, Ecology of leaf surface micro-organisms, Academic Press, New York, London.
- MÜLLER, E., 1968: Mykologie.
Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- NAIR, K.R.S. and A.H. ELLINGBOE, 1962: A method of controlled inoculation with conidiospores of *Erysiphe graminis* var. *tritici*.
Phytopathology 52, 714.
- . - and A.H. ELLINGBOE, 1965: Germination of conidia of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*.
Phytopathology 55, 365-368.
- NOVER, I., F. BRÜCKNER, A. WIBERG und M.S. WOLFE, 1968: Rassen von *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal in Europa.
Z. Pflanzenkrankh. 75, 350-353.
- PADY, S.M., 1959: A continuous spore sampler.
Phytopathology 49, 757-760.
- . - C.L. KRAMER and R. CLARY, 1969: Sporulation in some species of *Erysiphe*.
Phytopathology 59, 844-848.
- PANZER, J.D., E.C. TULLIS and E.P. van ARSDEL, 1957: A simple 24-hour slide spore collector.
Phytopathology 47, 512-514.
- PAPE, H. und B. RADEMACHER, 1934: Erfahrungen über Befall und Schaden durch den Getreidemehltau (*Erysiphe graminis* DC.) bei gleichzeitigem Anbau von Winter- und Sommergerste.
Angew. Botanik 16, 225-250.

- PAULECH, C., 1967: Photosynthesis and respiration of barley while being actually infected by powdery mildew (*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* Marchal). *Biologĳa*, Bratisl. 21, 321-328.
- PRATT, R., 1943: Influence of temperature on the infection of wheat by the powdery mildew *Erysiphe graminis tritici*. *Torrey Bot. Club Bul.* 70, 378-385.
- 1944: Influence of light on the infection of wheat by the powdery mildew, *Erysiphe graminis tritici*. *Torrey Bot. Club Bul.* 71, 134-143.
- PRIEBRADNY, S. und C. PAULECH, 1969: Einfluß des echten Getreidemehltaupilzes *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* Marchal auf die Transpiration der Gerste. *Biologĳa*, Bratisl. 24, 261-272.
- ROWELL, J.B. and C.R. OLTEN, 1957: Controlled inoculation of wheat seedlings with urediospores of *Puccinia graminis* var. *tritici*. *Phytopathology* 47, 650-655.
- SCHRÖDTER, H., 1952: Agrarmeteorologische Beiträge zu phytopathologischen Fragen. *Academie Verlag*, Berlin.
- 1968: Meteorologische Aspekte der Palynologie unter Berücksichtigung phytopathologisch-epidemiologischer Probleme. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 81, 552-556.
- SCHÜTT, P., 1971: Sporenkonzentration und Keimrate. *Eur. J. For. Path.* 1, 122-123.
- SCOTT, K.J. and R.M. SMILLIE, 1966: Metabolic regulation in diseased leaves. I. The respiratory rise in barley leaves infected with powdery mildew. *Plant Physiol.* 41, 289-297.

- SOMMERS, E. and J.G. HORSFALL, 1966: The water content of powdery mildew conidia.
Phytopathology 56, 1031-1035.
- WENZL, H., 1939: Die Untersuchung epiphytischer Pilze nach dem Abdruckverfahren (Zelloidinhäutchen-Methode).
Zbl. Bakt., Abt. 2, 50, 14-17, 327-342.
- WHITE, N.H. and K.P. BAKER, 1954: Host relations in powdery mildew of barley. I. Histology of tissue reactions.
Phytopathology 44, 657-662.
- YARWOOD, C.E., 1936: The tolerance of Erysiphe polygoni and certain other powdery mildews to low humidity.
Phytopathology 26, 845-859.
- 1936: The diurnal cycle of the powdery mildew Erysiphe polygoni.
J. Agr. Research 52, 645-657.
- 1952: Some water relations of Erysiphe polygoni conidia.
Mycologia 44, 506-522.
- 1956: Simultaneous self-stimulation and self-inhibition of uredospore germination.
Mycologia 48, 20-24.
- 1957: Powdery mildews.
Botan. Rev. 23, 235-301.
- S. SIDKY, M. COHEN and V. SANTILLI, 1954: Temperature relations of powdery mildews.
Hilgardia 22, 603-622.
- ZARACOVITIS, C., 1965: Attempts to identify powdery mildew fungi by conidia characters.
Trans. Br. mycol. Soc. 48, 553-558.

Lebenslauf

4. 6. 1941 geb. in Bunzlau/Schlesien
- 1948 - 1962 Schulbesuch mit Abiturabschluß an der
Hoffmann-von-Fallersleben-Schule in
Braunschweig (naturwissenschaftlicher
Zweig)
- 1962 - 1964 Wehrdienst
- 1964 - 1969 10-semesteriges Studium an der Justus
Liebig-Universität in Giessen in den
Fächern Biologie/Chemie
20. 5. 1969 1. Staatsexamen für das Lehramt an
Gymnasien
- 1969 - 1973 Stipendium der Deutschen Forschungsge-
meinschaft für die Dissertation 'Über
die Variabilität von Keimung, Infektion,
Inkubations- und Latenzzeit beim echten
Mehltau der Gerste (*Erysiphe graminis* DC.
f. sp. *hordei* Marchal)' in dem Tropen-
institut der Justus Liebig-Universität
bei Herrn Prof. Dr. J. Kranz
- Mitbetreuung der Arbeit von Frau Prof.
Dr. L. Steubing

Meinen verehrten Professoren, Frau Dr. L. Steubing und Herrn Dr. J. Kranz danke ich für die Förderung und Beratung bei dieser Arbeit. Durch Bereitstellung eines Arbeitsplatzes in der phytopathologischen Abteilung des Tropeninstitutes der Universität Giessen durch Herrn Prof. Dr. J. Kranz war es mir möglich, unter günstigen Arbeitsbedingungen die Versuche durchzuführen. Für die wertvollen Anregungen während der Arbeit danke ich Herrn Prof. Dr. J. Kranz besonders.

Frau Dr. habil. I. Nover (Gatersleben) überließ mir das Gerstentestsortiment und beriet mich bei der Auswertung der Rasetests.

Finanzielle Unterstützung erhielt ich von der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die auch die Klimaschränke zur Verfügung stellte.

Die Aufnahmen nach dem Interferenzkontrastverfahren wurden unter Assistenz der mikrophotographischen Abteilung der Firma Leitz (Wetzlar) gemacht.

Den Bau der Sporenfalle übernahm Herr H. Wagner (Botanisches Institut, Giessen), Herr G. Hübner beriet mich bei den Aufnahmen der technischen Geräte. Ihnen allen gilt mein Dank.

